

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ  
БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ  
Кафедра зоологии**

**ПОЛЕТАЕВ**  
Алексей Сергеевич

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРИПТИЧЕСКОЙ ОКРАСКИ РЕЧНОГО ОКУНЯ  
(*PERCA FLUVIATILIS* L., 1758)  
РАЗЛИЧНЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ БЕЛАРУСИ**

Дипломная работа

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук,  
заведующий  
лабораторией ихтиологии  
ГНПО «НПЦ НАН РБ  
по биоресурсам»  
В. К. Ризевский

Допущена к защите

«\_\_\_»\_\_\_\_\_ 2015 г.

Зав. кафедрой зоологии

Доктор биологических наук, профессор С. В. Буга

Минск, 2015

# ОГЛАВЛЕНИЕ

РЕФЕРАТ	4
РЭФЕРАТ	5
ABSTRACT	6
ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА 1. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1 Формирование окраски и рисунка пигментации рыб	9
1.1.1 Типы пигментных клеток	9
1.1.2 Формирование окраски тела	9
1.1.3 Изменение окраски	10
1.2 Окраска окуня	10
1.3 Описание поперечнополосатой пигментации	12
1.3.1 Элементы и зоны поперечнополосатой пигментации	12
1.3.2 Изменчивость окраски окуня и влияющие на неё факторы	12
1.3.3 Развитие и наследование поперечнополосатой пигментации	14
1.3.4 Влияние загрязнения водоёма на ППП окуня	14
1.4 Ранее проводившиеся исследования	15
1.4.1 Различные методики описания ППП окуня	15
1.4.2 Результаты ранее проводившихся исследований ППП окуня	19
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	21
2.1 Описание водоёмов и водотоков	21
2.2 Методика сбора и сохранения материала	29
2.3 Методика описания окраски	29
2.4 Методика анализа данных	29
2.5 Объём собранного материала	31
Глава 3. Результаты исследования	32
3.1 Результаты анализа выборок	32
3.1.1 Озеро Нарочь	32
3.1.2 Озеро Свирь	34
3.1.3 Озеро Рудаково	36
3.1.4 Река Скема	37
3.1.5 Река Свислочь	38
3.1.6 Река Западная Березина	39
3.1.7 Водохранилище Дички	41
3.1.8 Водохранилище Дрозды	42
3.1.9 Водохранилище Чижовское	43
3.2 Результаты сравнения выборок	45
3.3 Результаты кластерного анализа	47

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	48
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	50
ПРИЛОЖЕНИЯ	54

## РЕФЕРАТ

Дипломная работа 63 с., 6 рис., 32 табл., 40 источников.

**ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРИПТИЧЕСКОЙ ОКРАСКИ РЕЧНОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* L., 1758) В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ.**

Объект исследования: речной окунь *Perca fluviatilis* L., 1758.

Цель: изучение фенетических особенностей криптической окраски речного окуня разнотипных водных объектов Беларуси.

Методы исследования: ихтиологические, фенетические.

В результате проведенного исследования у 463 экз. речного окуня из 9 разнотипных водных объектов, принадлежащих 3 речным и 2 морским бассейнам, было отмечено 19 фенов поперечнополосатой пигментации тела, формирующих 131 различных фенокомплекс. В первой зоне пигментации отмечены 6 фенов, во второй — 12, в третьей — 15, в четвертой — 15, в пятой — 7 и в шестой — 2 фена. Высокое фенотипическое разнообразие отмечено в изолированных водных объектах (оз. Рудаково и вдхр. Дички), а также в оз. Нарочь, среднее — в оз. Свирь и р. Скема, низкое — в р. Свислочь, р. Западная Березина, вдхр. Дрозды и вдхр. Чижовское. Выделены три основных кластера популяций: популяции речного типа, популяции озёрного типа и популяции изолированных водных объектов. Отмечено, что изоляция водного объекта приводит к увеличению фенетического разнообразия криптической окраски окуня, а высокий уровень антропогенной трансформации приводит к уменьшению её фенетического разнообразия.

## РЭФЕРАТ

Дыпломная работа 63 с., 6 мал., 32 табл., 40 крыніц.

ФЕНЕТЫЧНЫЯ АСАБЛІВАСЦІ КРЫПТЫЧНАЙ АФАРБОЎКІ РАЧНОГО АКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* L., 1758) У ВОДНЫХ АБ'ЕКТАХ РОЗНЫХ ТЫПАЎ.

Аб'ект даследавання: рачны акунь *Perca fluviatilis* L., 1758.

Мэта: вывучэнне фенетычных асаблівасцей крыптычнай афарбоўкі рачного акуня рознатыповых водных аб'ектаў Беларусі.

Метады даследавання: іхтыялагічныя, фенетычныя.

Ў выніку даследавання, якое было праведзена, ў 463 экз. рачного акуня з 9 рознатыповых водных аб'ектаў, якія прыналежаць 3 рачным і 2 марскім басейнам, было адмечана 19 фенаў папярочнапаласатай пігментацыі цела, якія фарміруюць 131 розны фенакомплекс. У першай зоне пігментацыі адмечаны 6 фенаў, у другой — 12, у трэцяй — 15, у чацвертай — 15, у пятай — 7 і ў шостаў — 2 фена. Высокая фенатыпічная разнастайнасць адмечана ў ізаляваных водных аб'ектах (воз. Рудакова і вдсх. Дзічкі), а таксама ў воз. Нарочь, сярэдняй — у воз. Свір і р. Скема, нізкая — ў р. Свіслач, р. Заходняя Бярэзіна, вдсх. Дразды і вдсх. Чыжоўскае. Вылучаныя тры асноўных кластэра папуляцый: папуляцыі рачнога тыпу, папуляцыі азёрнага тыпу і папуляцыі ізаляваных водных аб'ектаў. Адмечана, што ізаляцыя воднага аб'екта прыводзіць да павелічэння фенетычнай разнастайнасці крыптычнай афарбоўкі акуня, а высокі ўзровень антрапагеннай трансфармацыі прыводзіць да памяншэння яе фенетычнай разнастайнасці.

## ABSTRACT

Diploma work 63 p., 6 fig., 32 tables, 40 sources.

PHENETIC FEATURES OF CRYPTIC PAINT OF RIVER PERCH (PERCA FLUVIATILIS L., 1758) IN THE WATER OBJECTS OF DIFFERENT TYPES.

Object of research: river perch *Perca fluviatilis* L., 1758.

Aim of work: study of phenetic features of cryptic paint of river perch of water objects of different types on Belarus.

Research methods: ichthyological, phenetical.

In our study 463 exemplars of river perch from 9 water objects of different types belonging to 3 river basins and 2 sea basins 19 phenes of striated pigmentation of body that form 131 different phenocomplex were registered. In first zone of pigmentation were registered 6 phenes, in second zone – 12, in third zone – 15, in fourth zone – 15, in fifth zone – 7 and in second zone of pigmentation – 2 phenes. High phenetic diversity were registered in isolated water objects (lake Rudakovo and reservoir Dichki) and in lake Naroch, average diversity – in lake Svir and river Skema, low diversity – in river Svisloch, river Western Berezina, reservoir Drozdy and reservoir Chizhovskoye. Three main clusters of populations were identified: populations of river type, populations of lake type and populations of isolated water objects. Noted that isolation of water object leads to increase of phenetic diversity of cryptic paint of river perch and high level of anthropogenic transformation leads to decrease of its phenetic diversity.

## ВВЕДЕНИЕ

Речной окунь (*Perca fluviatilis* L., 1758) является одним из самых многочисленных видов рыб Беларуси, встречаясь повсеместно в водных объектах различных типов. Благодаря своей большой численности и широкому распространению он играет существенную хозяйственную роль: окунь составляет значительную часть уловов при промысловом лове рыбы, в мелких озёрах составляя до 50% всего улова, а также в больших количествах вылавливается рыбаками-любителями; употребляется в пищу [18].

Так как в настоящее время водные экосистемы подвергаются сильному антропогенному прессингу, в них попадает большое количество различных загрязняющих веществ, многие из которых представляют опасность для здоровья человека. Часть из них накапливается в живых организмах, в том числе в рыбах. Так как окунь является одним из конечных звеньев пищевой цепи водоёма, то эти вещества аккумулируются в нём в большом количестве.

Употребление в пищу рыбы, содержащей опасные для здоровья человека вещества нежелательно. Однако для выявления таких загрязнителей в воде или рыбе часто необходимо производить сложные химические анализы, которые требуют соответствующего оборудования, больших материальных затрат и не всегда доступны.

Одним из показателей загрязнения водоёма могут служить отклонения от нормы в развитии населяющих его гидробионтов, например, асимметрия билатеральных признаков [32]. Одними из таких признаков являются характер и расположение элементов криптической окраски рыб, обладающих такой окраской. В Беларуси такими являются преимущественно рыбы отряда окунеобразных, а также некоторые другие виды. Из всех таких рыб речной окунь является наиболее удобным объектом для исследования, так как имеет очень высокую численность и широкое распространение, а также встречается практически во всех типах водных объектов. Следовательно, речной окунь может быть использован как модельный объект для мониторинга экологического состояния водоёмов и прогнозирования его изменений в дальнейшем.

Также ввиду широкого ареала окуня его популяции из разных частей ареала часто существенно различаются. Различия между ними включают, кроме всего прочего, различные частоты встречаемости различных вариантов окраски тела, а также наличие уникальных для некоторых популяций элементов окраски [10]. Зная характерные особенности различных популяций окуня из разных частей ареала, можно определить инвазию окуней из других регионов. Несмотря на то, что такие окуни являются представителями вида, являющегося для нашей страны аборигенным, они могут иметь отличающихся от местных

виды паразитов, свойственных тому региону, из которого они мигрировали или были привезены. Попадание чужеродных паразитов в экосистемы Беларуси может привести к негативным последствиям, вплоть до исчезновения определенных видов рыб в зараженных этими паразитами водоёмах. Своевременное обнаружение окуней, несущих признаки, свойственные для популяций из других регионов может помочь распознать инвазию на ранних стадиях и принять своевременные меры по её устранению.

Для этого, однако, требуется, с одной стороны, всестороннее изучение популяций, обитающих в разнотипных водных объектах Беларуси, и, с другой, постоянный мониторинг изменений, происходящих со структурой популяции вследствие популяционных волн, дрейфа генов и других причин.

Также вследствие отсутствия знаний об особенностях различных популяций окуня часто можно столкнуться с неправильным изображением его окраски. Из-за этого в литературе, посвящённой фауне определенного региона, могут возникнуть неточности, связанные с изображением несвойственных для этого региона вариантов окраски окуня.

Эти, а также другие задачи можно решать с помощью методов фенетики. У окуня поперечнополосатая пигментация является одним из самых доступных для анализа признаков и в то же время даёт возможность определить структуру популяции и следить за её изменениями, а также определять границы между различными популяциями.

Речной окунь неоднократно становился объектом различных исследований. Однако в большинстве своём эти исследования затрагивали такие аспекты биологии окуня, как питание, размножение, биотопическая приуроченность, а также исследование морфологических и пластических признаков. Исследования же криптической окраски окуня проводились реже, а сведений о подобных исследованиях в Беларуси и вовсе почти нет.

В связи с вышеперечисленным, на наш взгляд, актуальность изучения поперечнополосатой пигментации окуня является достаточно высокой.

**Цель исследования:** изучить фенетические особенности криптической окраски речного окуня разнотипных водных объектов Беларуси.

**Задачи исследования:**

1. Проанализировать особенности криптической окраски речного окуня в выбранных разнотипных водных объектах.
2. Выявить сходство и различия между исследуемыми популяциями.
3. Определить степень сходства исследованных популяций.
4. Предложить объяснения выявленным различиям и закономерностям.



# ГЛАВА 1. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

## 1.1 Формирование окраски и рисунка пигментации рыб

### 1.1.1 Типы пигментных клеток

Различная окраска рыб формируется сочетанием в их коже различных пигментных клеток (хроматофоров). Среди них различают меланофоры, ксантофоры, эритрофоры и лейкофоры (они же гуанофоры или иридоциты).

Меланофоры представляют собой двухъядерные клетки звёздчатой формы с многочисленными отростками, в состав которых входят коричневые, чёрные или сине-чёрные гранулы меланина. В центре клетки находится так называемая “сфера” – свободное от пигмента пятно, от которого к отросткам радиально расходятся меланиновые гранулы. Перемещение гранул вызывает изменение интенсивности окраски клетки. Движения гранул происходят под влиянием симпатической нервной системы.

Ксантофоры имеют такое же строение, как и меланофоры, но их иннервация не обнаружена. Пигменты ксантофоров относятся к липохромам; в проходящем свете гранулы окрашены, в зависимости от толщины слоя пигмента, от светло-жёлтого до тёмно-оранжевого цвета. При тесном сближении ксантофоров может наблюдаться даже красное окрашивание.

Эритрофоры встречаются реже, чем два предыдущих типа клеток. Строением они напоминают меланофоры, но имеют лишь одно ядро. Пигменты эритрофоров также относятся к липохромам. Имеют способность к почти моментальному концентрированию или рассредоточению пигментных гранул.

Лейкофоры имеют принципиально другое строение. Они лишены отростков, имеют овальную или полигональную форму и обладают только одним ядром. “Сфера” отсутствует. В клетке содержатся гранулы гуанина, принимающие желтоватую окраску в проходящем и синеватую при падающем свете. У разных рыб гуанин может находиться в клетке в кристаллическом или аморфном состоянии. У некоторых видов рыб лейкофоры могут охватываться меланофором или меланофором и ксантофором; образовавшаяся группа клеток называется соответственно меланоиридосомой или меланоксантоиридосомой [25].

### 1.1.2 Формирование окраски тела

Широкое разнообразие окраски рыб происходит от различных сочетаний пигментных клеток. Белый или серебристый цвет формируется лейкофорами при отсутствии других хроматофоров и полном отражении

световых лучей. Если же лейкофоры лежат в глубине кожи и подстилаются меланофорами, то появляется синяя окраска. Если в этом случае в коже находятся еще и ксантофоры, то возникает зеленое окрашивание. В случае же, если меланофоры лежат выше лейкофоров, окраска серая [25].

### **1.1.3 Изменение окраски**

Окраска тела рыб непостоянна: она подвержена изменению под влиянием внешних или внутренних факторов и может изменяться с различной скоростью. Окраска может изменяться в связи с возрастом, половым созреванием, состоянием здоровья и другими факторами [25].

В кожных покровах личинок меланофоры не образуют каких-либо элементов рисунка, характерных для более взрослых особей, а сосредоточены в малом количестве в виде полос на спине, боках и брюшке. Основной рисунок пигментации устанавливается уже впоследствии у особей более старшего возраста. С возрастом общее количество меланофоров увеличивается, а также наблюдается их рассредоточение [23].

## **1.2 Окраска окуня**

Окунь имеет типичную зарослевую криптическую окраску [28]. Тело обычно имеет зеленовато-жёлтую окраску, на боках находятся поперечные тёмные полосы, которых чаще всего от 5 до 9. Первый спинной плавник серый, на конце его, в области четырёх последних колючек, находится круглое чёрное пятно. Второй спинной плавник зеленовато-жёлтый, грудные жёлтые, остальные оранжевые или ярко-красные [6, 11] (см. рисунок 1.2.1).



**Рисунок 1.2.1 — Внешний вид речного окуня**

Окраска окуня весьма изменчива. В лесных илистых водоёмах окунь всегда темно окрашен, в прозрачной воде со светлым песчаным дном окуни

светлые, иногда с неясными очертаниями тёмных полос и пятен на спинном плавнике [6]. Н. С. Строганов [23] сообщает о поимке в одном из озёр окуня, бока которого были окрашены в желтый и красный цвета, а поперечнополосатая пигментация была выражена очень слабо. Эта окраска оказалась неустойчивой: будучи посаженным в аквариум, этот окунь примерно через неделю приобрёл типичную для окуней окраску. Восстановить у этого окуня прежнюю окраску не удалось. М. Егорова [4] отмечает, что окраска окуней варьирует от совсем светлой до густо-чёрной, кроме того, иногда встречаются хромисты. Голубых и зелёных окуней описывает А. Онегов [19]. На поимку окуня серого цвета с синеватым отливом, совершенно лишённого красно-жёлтых пигментов, указывает А.В. Неелов [17]. И. Ф. Правдин упоминает окуней чёрного, синего и жёлтого цветов [21]. К. Кузищин пишет, что вариации окраски окуней бесконечны – от бледно-жёлтой, с почти бесцветными плавниками до ярко-зелёной с яркими красными плавниками [16].

Встречаются экземпляры со слабо выраженными полосами или вообще без них. Обычно окуни без полос – это светлые особи самых разнообразных расцветок, в том числе различной степени выраженности альбиносы с дефицитом пигментных клеток или хромисты, у которых в окраске доминируют жёлтые, оранжевые или красные тона. Полосатость может отсутствовать также у меланистов – окуней чёрной окраски, у которых полосы маскируются избытком тёмного пигмента.

Чёрный пигмент также может встречаться отдельными пятнами или в большей или меньшей степени доминировать во всей окраске тела рыбы. Наиболее необычны окуни с тёмной продольной полосой, обитающие в оз. Каменном в Восточном Саяне (Бурятия). Наряду с окунями обычной расцветки в этом озере довольно много рыб с одной продольной полосой, которая в одних случаях чёткая, а в других к ней добавляются ещё и поперечные чёрточки. Встречаются также экземпляры вообще без полос. В. Перваков [20] считает, что поперечная полосатость исчезает из-за того, что в озере без подводной растительности она утрачивает маскировочное значение и становится бесполезной. К вышеперечисленным данным, описанным в литературе, можно добавить наблюдение в 2013 году в оз. Глубелька (природный комплекс «Голубые озёра»), имеющем темное илистое дно, одноцветных чёрных окуней, цвет фона у которых почти не отличался от цвета полос, а у некоторых черными были также и плавники.

Окраска молодых окуней всегда более однотонна, чем у крупных, у которых различия в расцветке более значительны [6]. Эксперименты показали, что молодь окуня в полной темноте светлеет, а на свету темнеет. На более поздних стадиях развития и во взрослом состоянии эти реакции становятся противоположными [28]. В мутной воде или на глубине окунь может терять

красный цвет в окраске полностью или в значительной степени.

Довольно часто встречаются рыбы, в том числе и окуни, покрытые мелкими чёрными точками. Это не вариант криптической окраски, а последствия заражения паразитами – так называемая чернильная болезнь [33].

### **1.3 Описание поперечнополосатой пигментации**

#### **1.3.1 Элементы и зоны поперечнополосатой пигментации**

Как уже было указано выше, на теле окуня находится обычно от 5 до 9 поперечных тёмных полос. Эти полосы могут иметь различную форму и выраженность, а также способны частично утрачивать пигмент. Полосы на теле окуня располагаются не случайным образом, а приурочены к определённым участкам тела, называемых зонами пигментации (далее — ЗП). Различные исследователи выделяют на теле окуня разное количество таких зон. В частности, в 1992 году Н. М. Зеленецкий [9] предложил методику изучения поперечнополосатой пигментации (далее — ППП) окуня, которая была использована при выполнении данной работы и изложена в подразделе 1.4.1.

Выраженная зональность пигментации у речного окуня позволяет при исследованиях рассматривать каждую из ЗП как отдельный признак, а сочетания элементов ППП, образованные комбинациями ограниченного числа типов пигментных пятен, в каждой из ЗП – как его различные состояния. Такие вариации за счёт их дискретности и альтернативности можно считать фенами [10].

#### **1.3.2 Изменчивость окраски окуня и влияющие на неё факторы**

За счёт комбинации различных типов пигментных пятен, наследуемых независимо в каждой из зон (см. ниже) количество различных вариаций криптической окраски тела окуня очень велико. Исследования показывают, что речные популяции имеют высокий уровень фенотипического сходства. То же характерно и для популяций некоторых озёр – как правило, проточных или имеющих устойчивую связь с крупными речными системами. Фенотипическое разнообразие окуня в них незначительно отличается от разнообразия речных популяций. Среди речных популяций выше схожесть популяций из одной системы стока, чем из разных. Причиной высокой схожести окуней из речных популяций, вероятно, является низкий уровень инбридинга [10].

Озёрные же популяции окуня отличаются от окуней из смежных речных систем более высокой частотой фена II и различных редких фенов. При этом взаимосвязанные популяции демонстрируют наименьшие различия между собой. Озёрные популяции окуня, особенно изолированные, характеризуются

специфическими наборами фенотипов ППП, что позволяет производить идентификацию окуней из этих популяций с довольно высокой точностью [10].

Для криптической окраски окуня свойственен клинальный характер изменчивости, т. е. постепенное географическое изменение признака. Клинальность в данном случае выражается в увеличении с юга на север двух- и трёхкомпонентных фенов ППП за счёт более простых фенов I и V, что приводит к общему увеличению пигментации. В отличие от популяций рек и озёр средней полосы, в северных популяциях наблюдается значительное возрастание фенотипического разнообразия. Также появляются не встречающиеся в южных популяциях элементы ППП, такие как h, d и другие. Так как образование фенов является результатом независимого комбинирования элементов ППП в ЗП, то с появлением новых элементов число фенов резко возрастает [10]. Увеличение внутривидового разнообразия на севере ареала отмечает и А. В. Шайкин [29].

Эта географическая зависимость нарушается в озёрах с большой проточностью, высокой прозрачностью и низкой степенью зарастания. В этих водоёмах индекс пигментации окуня ниже, а в окраске преобладают простые фены; доля редких фенов незначительна. Это объясняется малым количеством в них зарослей растительности и снижением роли отбора в формировании окраски окуня при уменьшении пресса хищников, в первую очередь щуки, приуроченной к зарослям макрофитов [26]. В таких условиях селективное преимущество получают менее пигментированные особи.

Данные о влиянии пресса хищников противоречивы: с одной стороны, Н. М. Зеленецкий [10] отмечает, что индекс пигментации окуней из озёр, в ихтиоценозах которых присутствует щука, при прочих равных ниже, чем в её отсутствие, и приводит экспериментальное подтверждение. Он объясняет это тем, что окуни с большим числом полос тяготеют к зарослям растений и другим укрытиям и в первую очередь элиминируются щукой, обитающей в тех же биотопах. С другой стороны, Н. Ю. Тропин [по 10] сообщает, что при эвтрофикации и зарастании озёр выедание щукой определяет вектор отбора в сторону выраженной маскировочной окраски окуня и увеличению индекса его пигментации, доли редких фенов и преобладанием фенов сложного рисунка – то есть факторов, снижающих заметность особи.

Для очень прозрачных глубоководных озёр характерны высокие частоты фенов, включающих элемент у. Вероятно, это связано со снижением заметности окуня на глубоководных каменистых и песчаных косах при повышении пятнистости верхней части [10].

Ещё один фактор связан с размерами водоёма. Максимальные частоты редких фенов и наибольший индекс пигментации наблюдаются в наименьших по размерам озёрах. Скорее всего, это связано с эффектом инбридинга,

увеличивающего гомозиготность популяций, что, в свою очередь, значительно ускоряет отбор [10].

### **1.3.3 Развитие и наследование поперечнополосатой пигментации**

Формирование ППП у окуня начинается еще на мальковом этапе развития. Окончательно она формируется к шестому месяцу развития и в дальнейшем изменений не претерпевает [10].

Для определения характера наследования ППП Н. М. Зеленецким [10] был поставлен эксперимент, в ходе которого проводились скрещивания окуней из озёр Хотавецкое и Дубровское (Россия). В скрещивании анализировалось наследование окраски третьей зоны пигментации. Популяция окуня из оз. Хотавецкое по частотам фенотипов ППП относится к популяциям речного типа с преобладанием фенотипов I и v, фенотип II встречается редко. Популяция из оз. Дубровское характеризуется преобладанием фенотипа II.

В 1990 г. было получено первое гибридное поколение. В 1991 г. самцы F1 достигли половой зрелости, после чего было проведено их скрещивание с самками из оз. Хотавецкое. В 1992 г. достигли половой зрелости и гибридные самки, было получено второе гибридное поколение и проведено скрещивание самок из оз. Дубровское с самцами первого гибридного поколения.

Результаты скрещиваний показали, что признак пигментации наследуется по материнской линии, а также позволили предположить, что существует ряд множественных аллелей одного гена, отвечающего за синтез меланина. Вероятно, общий уровень пигментации зависит от соотношения в генотипе доминантных и рецессивных аллелей данного гена, что определяет расположение пигмента в зонах и количество образующихся при этом фенотипов ППП.

Также известны случаи естественной гибридизации речного окуня с балхашским окунем *Perca schrenkii*, у которого полосы отсутствуют. Эти гибриды имели слабо выраженные размытые полосы [10].

### **1.3.4 Влияние загрязнения водоёма на ППП окуня**

А. В. Шайкин [29] отмечает, что для рисунка окуня характерно асимметричное проявления разных элементов ППП на левой и правой сторонах тела. В то же время, исследования В. Г. Кудряшовой и Е. П. Косарёвой [15] показывают, что уровень асимметрии окраски окуня растёт по мере приближения к крупному промышленному центру. Особенно ярко воздействие загрязнителей проявляется у молоди, которая совершает меньшие перемещения, чем взрослые рыбы [1]. Это свидетельствует о возможности использования уровня асимметрии поперечнополосатой пигментации окуня в

исследованиях загрязнения водных объектов.

## **1.4 Ранее проводившиеся исследования**

### **1.4.1 Различные методики описания ППП окуня**

С началом фенетических исследований речного окуня появилась необходимость в разработке методики, которая бы одновременно была, с одной стороны, удобна в использовании, а с другой — описывала бы всё разнообразие фенов окраски окуня. Попытки создания такой методики неоднократно предпринимались разными авторами.

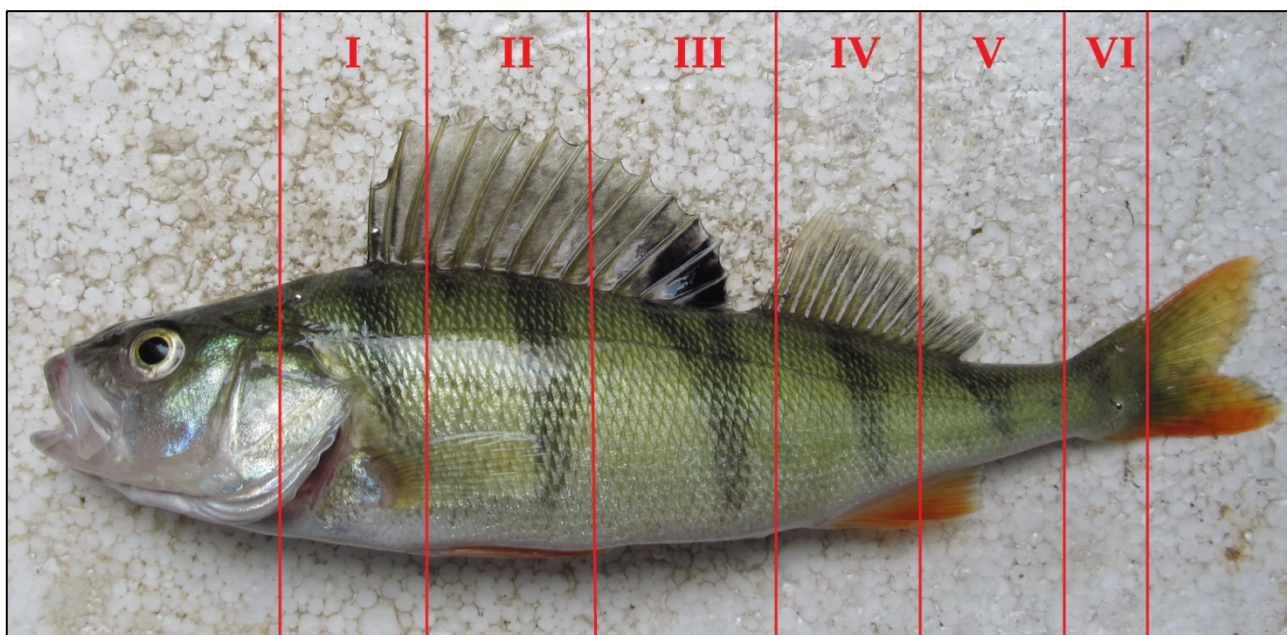
Одна из первых таких попыток была предпринята в 1989 году В. Ю. Захаровым [7]. В своей работе, основанной на сборах 1985-1986 гг., он предложил схему окрасочных фенов речного окуня, выделив 20 групп признаков, охватывающих различные аспекты окраски окуня, такие как общий фон окраски, цвет плавников и радужной оболочки глаза, наличие или отсутствие и характер пятен в определённых частях тела. Также 9 из 20 этих групп признаков описывали характер ППП. Однако, в этой работе тело окуня не разделялось на ЗП, а каждая из полос рассматривалась отдельно в зависимости от её порядкового номера без привязки к частям тела. Для каждой из полос было предложено 7 альтернативных фенов. Безусловно, такое количество не охватывает всего разнообразия ППП речного окуня. Возможно, это связано с тем, что данная методика разрабатывалась на выборке из только одного водного объекта (залив р. Белой Нижнекамского водохранилища), в которой отсутствовали фены, свойственные популяциям из других частей ареала. Однако часть наборок, полученных при разработке этой методики, были использованы в дальнейших работах.

Также в 1988 году была опубликована работа В. Н. Яковлева, в которой были описаны 25 различных фенов окраски речного окуня, которые, в свою очередь, группируются по 6 основным признакам, т. е. ЗП [по 2]. Также были выделены 11 основных факторов, влияющих на изменчивость окраски окуня. Последователи В. Н. Яковлева также начали сравнивать между собой выборки из различных водных объектов, используя метод кластерного анализа и определять степень их сходства и различия [2].

Однако наиболее общепринятой на данный момент является методика, разработанная и опубликованная в 1992 г. Н. М. Зеленецким [9, 35]. Согласно этой методике, на теле окуня выделяется 6 ЗП, и приводятся их границы: I зона – от затылка до 4-го луча первого спинного плавника (далее – ID), II зона – от 4-го до 10-го луча ID, III зона – от 10-го луча ID до 1-го мягкого луча второго спинного плавника (далее – IID), IV – от 1-го до 11-го мягкого луча IID, V – от

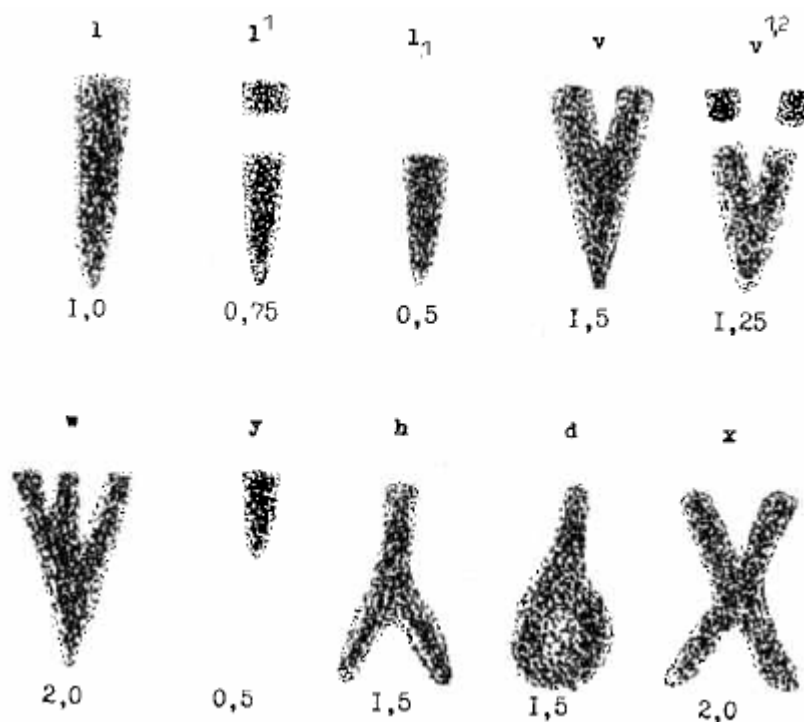


11-го мягкого луча  $\text{PD}$  до линии наименьшей высоты тела, VI – от линии наименьшей высоты тела до конца хвостового стебля (рисунок 1.4.1.1).



**Рисунок 1.4.1.1 – Деление тела окуня на зоны пигментации по Н. М. Зеленецкому (I-VI – номера зон)**

В пределах каждой зоны фены формируются из одного или нескольких пигментированных участков различной сложности, называемых элементами поперечнополосатой пигментации. Выделяется 10 основных элементов ППП (рисунок 1.4.1.2).



**Рисунок 1.4.1.2 — Элементы ППП окуня по Н. М. Зеленецкому**



Элемент 1 представляет собой цельную единичную поперечную полосу. Возможны различные модификации этого элемента, в частности, полоса может быть прямая, изогнутая вперёд или назад, S-образная, расширенная кверху, однако не расширенная книзу или раздвоенная.

Элемент 1<sup>1</sup> отличается от элемента 1 частичной редукцией пигмента, как правило, в верхней части полосы, в результате чего полоса разрывается.

Элемент 1<sub>1</sub> представляет собой результат дальнейшей редукции пигмента, при котором он редуцируется на всём верхнем участке полосы до боковой линии, иногда немного выше или ниже.

Элемент v – полоса, разделённая в верхней части на 2 рукава светлым пятном, как правило клинообразной формы. По размеру светлого пятна можно выделить три модификации: v1, v2 и v3. В первом случае светлое пятно не опускается ниже середины участка между спиной и боковой линией, во втором доходит до боковой линии, в третьем опускается ниже боковой линии. Однако, как правило, эти модификации не используются в силу субъективности их выделения и неодинакового проявления одного и того же фена в зонах, имеющих разичную площадь.

Элементы v1 и v2 представляют собой элемент v, но с редукцией пигмента в верхней части по типу 11. Цифрой обозначается, какой из рукавов – первый или второй при отсчёте от головы – разорван.

Элемент w – полоса, разделённая в дорзальной части на 3 рукава.

Элемент d – каплеобразная полоса, сужающаяся к дорзальной части. Как правило, асимметрична, иногда имеет слабо пигментированный участок в середине.

Элемент x – крестообразная полоса, раздвоенная и в дорзальной, и в вентральной части.

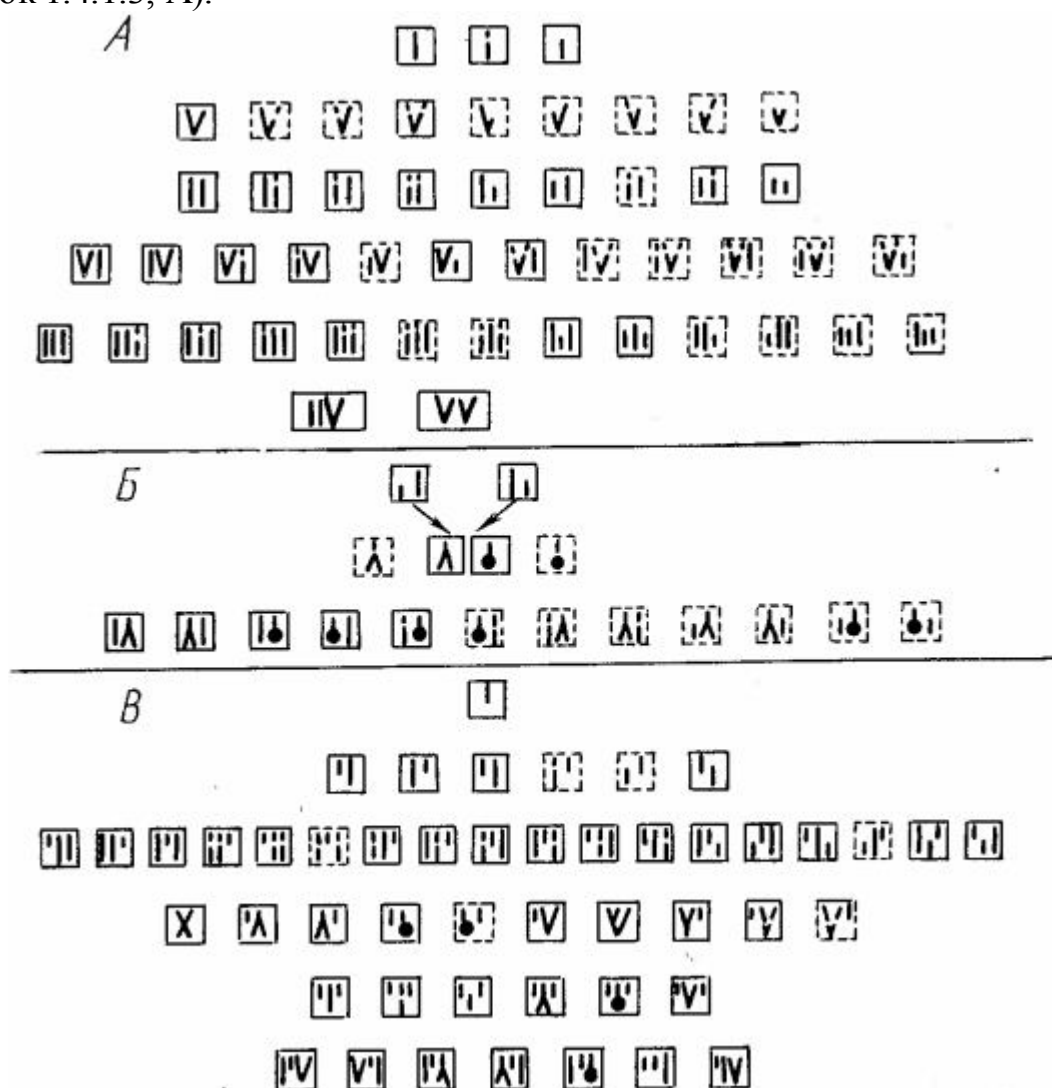
Элемент y – укороченная полоса, не более 2/3 1 длиной. Также, как у элемента v, можно выделить модификации y1, y2 и y3 по отношению нижнего конца полосы к боковой линии. В данной работе они не использовались по тем же причинам, что модификации элемента v. В отличие от всех предыдущих элементов, которые образуют самостоятельные фены, элемент y, как правило, входит в состав сложных фенов. Как самостоятельный фен он встречается крайне редко.

Как отдельный фен «0» рассматривается также полное отсутствие пигмента в зоне.

В качестве фенов ППП рассматривается самостоятельное проявление фенов или их комбинаций в зонах. Запись фенокомплекса стороны тела окуня производится позонно путём последовательного перечисления элементов ПП в зоне по направлению от головы к хвосту.

По степени сложности выделяется три группы фенов. К первой группе

относятся фены, образующиеся путём двух независимых топологических преобразований: последовательное деление элемента I на два с образованием промежуточного состояния v и частичной или полной редукции пигмента (рисунок 1.4.1.3, А).



**Рисунок 1.4.1.3 — Деление фенов поперечнополосатой пигментации по степени сложности**

Ко второй группе относятся фены, образующиеся, вероятно, из-за нарушения процесса раздвоения полосы, вследствие чего имеет место нерасхождение среднего или нижнего участка полосы (рисунок 1.4.1.3, Б).

Фены третьей группы образуются при встраивании в одно- или двухкомпонентные фены предыдущих групп элемента у (рисунок 1.4.1.3, В).

Для количественной оценки интенсивности пигментации тела окуня используются условные индексы пигментации фенов, определяемые как сумма условных индексов пигментации элементов ППП, составляющих фен, которые, в свою очередь, определяются как отношение площади рассматриваемого

элемента к площади элемента 1, которая принята за единицу.

Для оценки среднего по популяции уровня пигментации используется среднезональный индекс пигментации ( $I_3$ ). Данный показатель рассчитывается по формуле (1)

$$I_3 = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m \sum_{k=1}^2 I_{\Phi ijk}}{2nm}, \quad (1)$$

где  $i$  – номер рыбы,  $n$  – объём выборки,  $j$  – номер ЗП,  $m$  – число рассматриваемых ЗП,  $k$  – номер стороны тела,  $I_{\Phi}$  — условный индекс пигментации фена.

Вышеописанная методика была выбрана для выполнения данной работы в связи с простотой её использования и одновременно возможностью описания всего разнообразия окраски речного окуня, а также, ввиду её широкого использования, возможностью сравнения полученных результатов с результатами других исследований.

Стоит заметить, что существуют и другие методики, однако в большинстве своём они дополняют вышеописанную за счёт придания ранга самостоятельных элементов ППП различным модификациям перечисленных выше элементов.

#### **1.4.2 Результаты ранее проводившихся исследований ППП окуня**

А. А. Клявин отмечает у окуня Воронежского биосферного заповедника в ЗП с первой по пятую 3, 9, 7, 8 и 4 вариации соответственно, а в шестой зоне варьирование отсутствовало [12]. Также он указывает на встречающееся у этого вида наличие асимметрии в форме и расположении полос, при этом отмечая как наиболее вариабельную вторую ЗП, в которой частота всех встречающихся морф примерно равна, а асимметрию в других ЗП считает достаточно редким явлением [13].

А. В. Шайкин указывает для выборок окуня, собранных в Хотилловском заливе Можайского водохранилища в разные годы среднее число морф от 5,2 до 7,7, а долю редких морф — от 0,3 до 0,5. Наиболее вариабельными он называет 2-ю и 3-ю полосы. Также он отмечает выраженную билатеральную асимметрию и предполагает наличие внутри популяций окуня отдельных родственных групп [30]. В другой своей работе этот же автор отмечает связь между увеличением общего фенотипического разнообразия и увеличением уровня асимметрии в проявлениях дискретных признаков окраски окуня [31].

Н. М. Зеленецкий отмечает некоторые географические особенности

распространения фенов ППП: так, наибольшую частоту фена у он отмечает в прибалтийских популяциях. В популяциях же Южного Буга и Днестра этот фен отсутствует, а преобладает фен v. Для озёр Молого-Судской низменности обычен фен II, а фен h из всех исследованных водных объектов отмечен лишь в популяциях с Соловецких островов [8].

Н. Ю. Тропин в своём исследовании окуня Вологодской области, охватывающего три крупных и семь малых озёр, отмечает как наиболее типичные для озёрных популяций окуня фены I и v, частота встречаемости которых доходит до 80-90%. Наиболее вариабельными он называет вторую и третью зоны (среднее число морф соответственно 8,02 и 6,52). Сравнение среднезонального индекса пигментации в выборках из исследованных озёр показало клинальный характер изменения с увеличением значения среднезонального индекса пигментации с юга на север, что связано с заменой простых фенов окраски двухкомпонентными. Эта географическая зависимость нарушается в озёрах с высокими прозрачностью и проточностью, а также низкой степенью зарастания; в таких озёрах степень пигментации снижена [27].

В. Г. Кудяшова и Е. П. Косарева отмечают, что основную часть спектра изменчивости ППП тела речного окуня составляют фены I и v, а озёрные популяции характеризуются своеобразными наборами фенотипов окраски с преобладанием фена II. Также, по их данным, речные популяции характеризуются более низким по сравнению с озёрными уровнем общей пигментированности тела [15].

Д. Е. Приходько и Н. Ш. Мамилов отмечают в популяциях р. Нуры и Самаркандского водохранилища 19 вариантов окраски. В этих популяциях в первой и четвёртой ЗП преобладает фен I, а во второй и третьей – v и II [22].

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 2.1 Описание водоёмов и водотоков

Материал для выполнения данной работы был собран в период с мая 2013 г. по февраль 2015 г. на девяти водных объектах различных типов: оз. Нарочь, оз. Свирь, оз. Рудаково, р. Скема, р. Свислочь, р. Западная Березина, вдхр. Дички, вдхр. Дрозды и вдхр. Чижовское (см. рисунок 2.1.1).

Таким образом, для исследования были выбраны разнотипные водные объекты различных размеров, степени зарастания, степени изоляции и уровня антропогенной трансформации, что даёт возможность сравнить популяции окуня из принципиально разных экосистем и выявить различия между ними.

#### **Озеро Нарочь.**

Оз. Нарочь расположено на территории национального парка «Нарочанский», относится к Нарочанской группе озёр, системе р. Нарочь и бассейну р. Нёман. В озеро впадают р. Скема, соединяющая его с оз. Мястро, и 17 ручьёв. Единственным вытоком является р. Нарочь. Является полимиктическим водоёмом с низкой степенью водообмена. Разделено на два плёса — Большой и Малый — полуостровом Наносы и подводной косой. На Большом плёсе возле северо-восточного берега находится остров. Площадь зеркала 79,6 км<sup>2</sup>, длина береговой линии 41 км, максимальная глубина 24,8 м, средняя 8,9 м. Объём воды 710 млн м<sup>3</sup>, площадь водосбора 279 км<sup>2</sup>, время полного водообмена 10-11 лет.

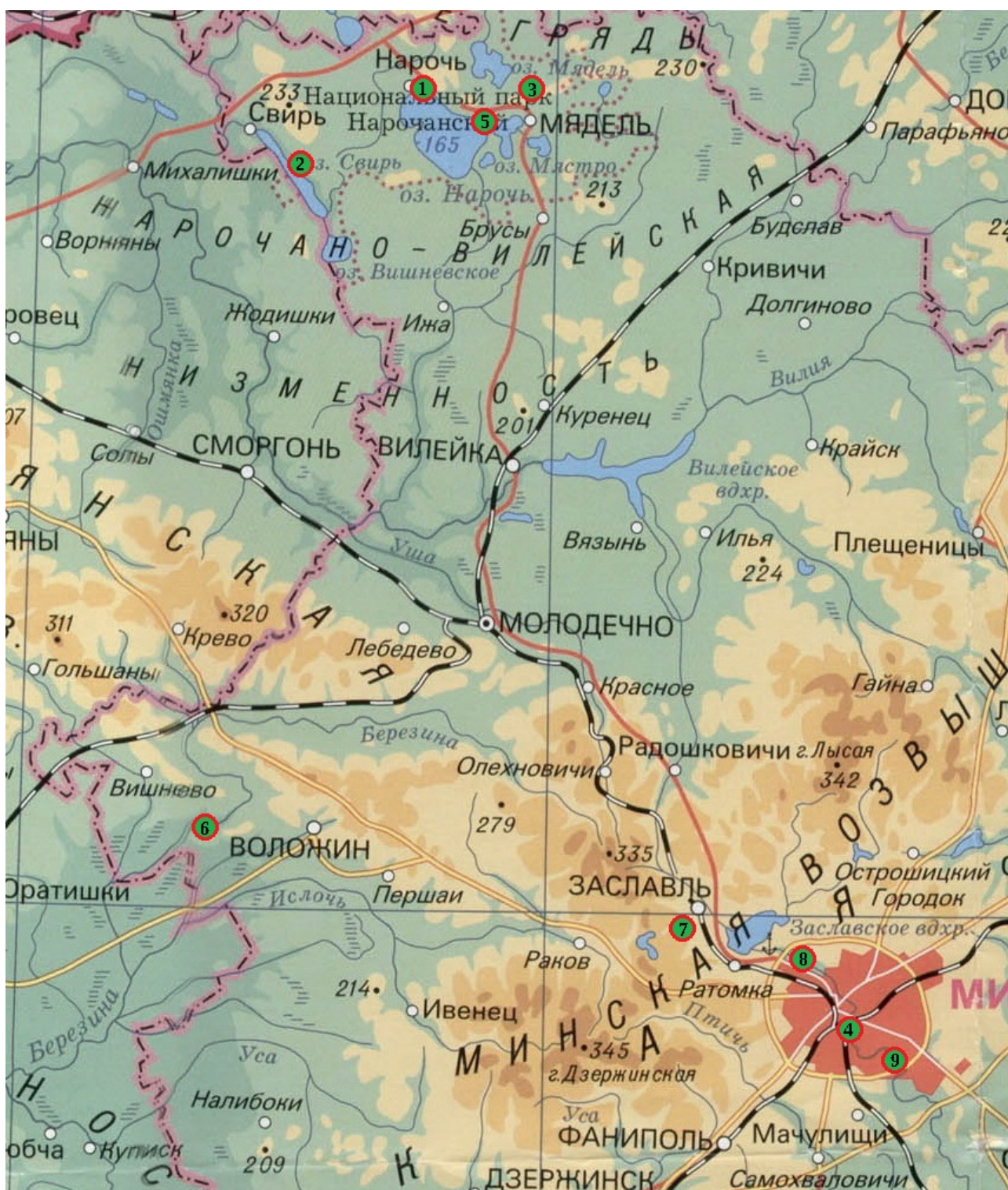
Берега преимущественно низкие, песчаные или супесчаные, в отдельных местах встречаются крутые абразивные, заболоченные, торфянистые или подостланные валунами берега.

Подводная часть котловины устроена сложно: дно относительно ровное в литоральной части, преимущественно кварцево-песчаное, заиленное, на глубинах — сапропели и озерные илы. Центральная, глубоководная часть озера характеризуется сочетанием поднятий до 7-8 метров с многочисленными понижениями до 15-18 метров.

Заросли надводных макрофитов распределяются отдельными участками различной площади до глубины 1,5-2 метра, подводных — до глубины 7,5-8 метров. Более заросшим является Малый плёс, для Большого плёса характерна широкая волноприбойная полоса, лишённая растительности.

Север и восток озера являются преимущественно зоной регулируемого использования, на северо-западе находится рекреационная зона, на западе и юго-западе расположены участки как рекреационной, так и зоны регулируемого





**Рисунок 2.1.1 – Географическое расположение исследованных водных объектов (1 – оз. Нарочь, 2 – оз. Свирь, 3 – оз. Рудаково, 4 – р. Свислочь, 5 – р. Сема, 6 – р. Западная Березина, 7 – вдхр. Дички, 8 – вдхр. Дрозды, 9 – вдхр. Чижовское)**

использования, на юге и юго-востоке — участки зоны регулируемого использования и заповедной зоны. В рекреационной зоне расположены 12 стационарных объектов Нарочанской курортной зоны, а также туристические стоянки «Антонинсберг» и «Лагерь». На озере организовано платное любительское рыболовство.

Вода оз. Нарочь гидрокарбонатного класса кальциевой группы, среднеминерализованная (общая минерализация 204,4). Значение pH в течение года, по результатам исследований Нарочанской биологической станции им. Г. Г. Винберга, колеблется от 7,83 до 8,66 (среднее для вегетационного сезона 8,49). Средняя прозрачность 7,3 метра. Качество воды очень высокое.

В озере встречается 188 видов фитопланктона, 47 видов зоопланктона, 121 таксон макрозообентоса и 53 вида макрофитов. Трофический статус — мезотрофное озеро с признаками олиготрофии [3].

Исследования Нарочи представляются крайне актуальными, так как это озеро является важным рекреационным и хозяйственным объектом, а часть его побережья входит в заповедную зону.

На озере Нарочь сбор материала производился в шести точках, из которых три находились вблизи от берега на понтонах и три — на значительном расстоянии от берега.

Глубина в местах лова с понтонов колеблется в пределах от 0,4 до 1,5 м. Дно возле понтонов преимущественно песчаное, количество подводных макрофитов невелико. На дне встречаются скопления дрейссены. Возле понтона всегда находится большое количество мелкой рыбы, в том числе окуня. Также стаи крупных окуней часто приплывают сюда кормиться и держатся под понтоном.

Глубина в местах лова с лодки в отдалении от берега варьирует в пределах от 4 до 7 м. Дно песчаное, во многих местах сильно заросшее подводными макрофитами. Возле дна находится большое количество стай средних и крупных окуней.

### **Озеро Свирь.**

Оз. Свирь расположено на территории национального парка «Нарочанский», относится к Свирской группе озёр, системе реки Страча и бассейну реки Нёман. В озеро впадают три реки — Смолка, Великий Перекоп и Оселица, а также 9 мелиоративных каналов. Единственным вытоком является р. Свирица. Проточный водоём полимиктического типа. Площадь зеркала 22,28 км<sup>2</sup>, длина береговой линии 32,76 км, максимальная глубина 8,7 м, средняя 4,7 м. Объём воды 104,26 млн м<sup>3</sup>, площадь водосбора 364,3 км<sup>2</sup>, время полного водообмена 1,5 года.

Берега высокие, песчаные, местами сливаются со склонами. Береговая

линия образует несколько заливов и мысов.

Литораль песчаная, местами заиленная. Ложё котловины корытообразное, с резким нарастанием глубин в сублиторальной зоне. Центральная часть котловины плоская. Дно озера до глубины 3-4 м песчаное и песчано-галечное, глубже — выстлано кремнеземистым сапропелем. Преобладают глубины около 6 м, в центре и на юге песчаные мели. Заросли надводных макрофитов многочисленны вдоль восточного берега.

Север, северо-запад и северо-восток озера являются хозяйственной зоной, на востоке и юго-востоке — зона регулируемого использования, на западе и юго-западе — граница национального парка. На озере организовано платное любительское, а также промысловое рыболовство.

Вода оз. Свирь гидрокарбонатного класса кальциевой группы, среднеминерализованная (общая минерализация 262,2). Средняя прозрачность 1 метр. Качество воды удовлетворительное.

В озере встречается 78 видов фитопланктона, 36 видов макрозообентоса, данных о количестве видов макрофитов и зоопланктона нет.. Трофический статус — эвтрофное озеро [3].

Свирь является важным хозяйственным объектом. В связи с этим его исследования имеют практическую ценность.

Сбор материала производился в одной точке недалеко от берега на пространстве открытой воды шириной около 50 м и протяжённостью около 100 м, отделённом полосой зарослей тростника. Берег заболоченный, покрытый ольховым лесом. Дно частично песчаное, частично илистое, с большим количеством подводных и надводных макрофитов. Неподалёку от берега в большом количестве присутствует молодь окуня, в тростнике и возле него скапливаются особи более старших возрастных групп.

### **Озеро Рудаково.**

Оз. Рудаково расположено на территории национального парка «Нарочанский», входит в Мядельскую группу озёр, принадлежит системе р. Мяделка и бассейну р. Западная Двина. Притоков не имеет, единственным вытоком является ручей без названия, вследствие чего озеро характеризуется высокой степенью изоляции. Слабопроточный димиктический водоём. Площадь зеркала 0,24 км<sup>2</sup>, длина береговой линии 2,1 км, максимальная глубина 28,6 м, средняя 11,3 м, объём воды 2,85 млн м<sup>3</sup>, площадь водосбора 1,2 км<sup>2</sup>, время полного водообмена 10-11 лет.

Берега на востоке и севере сливаются со склонами, на северо-западе и юго-востоке низкие, закустаренные. Береговая линия плавная, простая, с небольшим заливом на северо-западе.

Мелководье узкое песчаное, глубоководная зона илистая. Подводная



часть котловины котлообразная. Надводные макрофиты образуют узкую полосу, подводные распространены до глубины 7-8 м.

На севере, северо-востоке и юго-востоке участки рекреационной зоны, на востоке и западе — зоны регулируемого использования, на северо-западе — охранной зоны. Организовано платное любительское рыболовство и подводная охота. На побережье находятся 3 сезонных базы отдыха, на западном берегу зона массового летнего отдыха.

Вода гидрокарбонатного класса кальциевой группы, общая минерализация средняя (1,848). Средняя прозрачность воды 7,24 м.

В озере встречается 79 видов фитопланктона, 26 видов зоопланктона, 39 видов макрозообентоса, данных о количестве видов макрофитов нет. Трофический статус — эвтрофное озеро [3].

Исследование оз. Рудаково представляет интерес в связи с его использованием в рекреационных целях, а также возможностью использования данного водоёма как модельной экосистемы в связи с пониженной антропогенной нагрузкой и сильной изоляцией.

Выборка с оз. Рудаково была предоставлена В. Г. Костоусовым из уловов рыболовов-любителей, в связи с чем описание точки сбора материала не представляется возможным.

### **Река Скема.**

Река в Мядельском районе Минской области. Является самой короткой рекой в Беларуси. Вытекает из оз. Мястро и впадает в оз. Нарочь. Русло извилистое, с песчаным дном у истока и каменистым ближе к устью. Длина реки 0,26 км, ширина русла 3-4 м, глубина до 1,5 м, площадь водосбора 133 км<sup>2</sup>, скорость течения воды 0,13 м/с.

Общая минерализация воды 256,5. Значение рН, по результатам исследований Нарочанской биологической станции им. Г. Г. Винберга, колеблется от 7,63 до 8,44, среднее значение рН равно 7,90 [3].

Важность исследования Скемы следует из того, что эта река соединяет два имеющих большое значение озера — Нарочь и Мястро. Кроме того, в р. Скема обитает широкопалый речной рак (*Astacus astacus* L., 1758), занесённый в Красную книгу Республики Беларусь, вследствие чего данный водоток требует особых мер охраны.

Сбор материала производился в двух различающихся соседних участках реки возле моста. Выше моста находится мелководный участок русла с каменистым дном, на котором между камнями на течении стоят стаи мелких окуней. Ниже моста находится яма глубиной 1,5 м, внутри и вокруг которой держится большое количество мелких и средних окуней.

### **Река Свислочь.**

Относится к системе р. Березина и бассейну р. Днепр. Берёт начало на Минской возвышенности в окрестностях д. Векшицы Минского р-на. Протекает по центральной части Минской возвышенности и западной окраине Центрально-Березинкой равнины. Впадает в р. Березина у деревни Свислочь Осиповичского р-на. Имеет большое количество притоков, крупнейшими из которых являются р. Вяча, р. Волма и р. Титовка. Через Вилейско-Минскую водную систему соединена с р. Вилия. Сток зарегулирован рядом водохранилищ.

Длина р. Свислочь составляет 327 км, площадь водосбора 5160 км<sup>2</sup>, средний расход воды около 30 м<sup>3</sup>/с.

В прошлом использовалась для промыслового рыболовства, судоходства и сплава леса. В настоящее время является источником технического водоснабжения различных предприятий г. Минска, а также — в верхнем течении — ограниченное рекреационное значение. В черте г. Минска и ниже его по течению сильно загрязнена коммунальными и промышленными отходами, являясь самой грязной рекой Беларуси.

В связи с этим р. Свислочь представляет интерес для исследований, связанных с влиянием различных типов загрязнения на живые организмы.

Сбор материала производился в трёх точках, находящихся в черте г. Минска. Дно в точках сбора материала илистое, количество подводных макрофитов среднее, расположены они группами. Места скопления окуня находились возле берега и/или находящихся под водой скоплений камней или остатков сооружений человека.

### **Река Западная Березина.**

Относится к бассейну р. Нёман. Исток находится около д. Бортники Молодечненского р-на Минской области, протекает по территории Воложинского р-на Минской области, Сморгонского, Ивьевского и Новогрудского р-нов Гродненской области. Верхняя и средняя части водосбора расположены на склонах Ошмянской гряды и Минской возвышенности, низовье находится в пределах Верхненеманской низины. В средней части реки находится вдхр. Саковщинское. Основные притоки — р. Исlochь, р. Гольшанка, р. Чапунька, р. Волка. Большинство притоков канализировано.

Длина реки 226 км, площадь водосбора около 4000 км<sup>2</sup>. Верхняя и средняя части водосбора характеризуются мелкохолмистым рельефом, нижняя — плоская заболоченная равнина. Около 30% площади водосбора занято лесными массивами. Крупных озёр в бассейне Западной Березины нет.

Долина выраженная, ширина от 0,5 до 4 км. Пойма низкая, осушенная, местами холмистая, шириной до 500 м в верховье и до 3 км на остальных участках. Русло слабоизвилистое, ширина реки в верховье 5-20 м, в среднем и

нижнем течении 20-35 м, вблизи устья до 50 м.

На реке расположена Саковщинская ГЭС и база отдыха «Борок». Также развиты водный туризм и любительское рыболовство.

Р. Западная Березина представляет интерес для исследований как малозагрязнённый водоток, в связи с чем может использоваться как модельный объект.

Сбор материала производился в двух точках выше вдхр. Саковщинское, одна из которых располагалась на прямом участке устья, а вторая - на излучине. Дно в обеих точках было песчаным, с большим количеством расположенных группами подводных макрофитов. В первом случае окуни были распределены возле дна равномерно, во втором — концентрировались под внутренним берегом излучины.

### **Водохранилище Дички.**

Находится в Минском районе Минской области, недалеко от города Заславль. Относится к системе р. Поплав и бассейну р. Днепр. Образовано песчаной дамбой на малой реке Поплав. Проточный водоём.

Водохранилище руслового типа. К северному берегу примыкает жилая коттеджная застройка, южный покрыт хвойным лесом. Восточный берег представляет собой песчаную дамбу. Западный берег как таковой не выражен, так как является слиянием северного и южного на русле реки. Южный и восточный берега песчаные, северный местами заболочен.

Литораль и дно водохранилища песчаные с большим количеством подводных макрофитов. По не подтвержденным исследованиями данным, максимальная глубина достигает 3 метров.

Имеет явные признаки эвтрофии, летом наблюдается сильное «цветение воды».

Вдхр. Дички имеет связь с вдхр. Крылово, которое является частью Вилейско-Минской водной системы и резервуаром питьевой воды для г. Минска. В связи с этим исследование данного водного объекта представляется актуальным. Кроме того, популяция вдхр. Дички характеризуется высокой степенью изоляции, так как р. Поплав имеет недостаточные размеры для миграции по ней окуня, что позволяет использовать данный водоём для изучения процессов, происходящих в изолированных популяциях.

Сбор материала производился под стоком водохранилища, куда вместе со скатывающейся водой попадает большое количество окуней. В месте падения воды глубина около 50-60 см, далее резко уменьшается до 10-15 см. Дно из крупных камней, растительности нет. Берега возле стока заболоченные.

### **Водохранилище Дрозды.**

Находится у северо-западной окраины Минска на р. Свислочь, входит в

состав Вилейско-Минской водной системы. Относится к системе р. Свислочь и бассейну р. Днепр. Образовано плотиной на р. Свислочь. Проточный водоём.

Водохранилище руслового типа. Берега низкие, есть 4 небольших острова. Площадь 2,1 км<sup>2</sup>, длина 0,64 км, максимальная глубина 6 м, средняя 2,7 м, объём воды 5,75 млн м<sup>3</sup>, площадь водосбора 649 км<sup>2</sup>. Время полного водообмена 7 суток.

Искусственными дамбами, по которым проложены дороги, котловина поделена на три плёса. Имеет связь с вдхр. Заславским через канал для занятий водными видами спорта. Дно песчаное.

Имеет рекреационное значение, вдоль берегов расположена зона отдыха, пляжи, лодочная станция, санатории, детские лагеря и дачные участки. Является популярным местом для любительского рыболовства. Рядом с вдхр. Дрозды находится орнитологический заказник «Лебяжий». В связи с этим необходимы всесторонние исследования данного водоёма, направленные на контроль качества воды и предотвращение загрязнения.

Сбор материала производился в зимнее время по всей площади водохранилища, преимущественно возле берегов.

### **Водохранилище Чижовское.**

Находится в черте г. Минска на территории микрорайонов Серебрянка и Чижовка на р. Свислочь, входит в состав Вилейско-Минской водной системы. Также связывает Слепянскую и Лошицкую водные системы. Относится к системе р. Свислочь и бассейну р. Днепр. Образовано плотиной на р. Свислочь. Проточный водоём.

Водохранилище руслового типа. Берега низкие, есть 9 островов. Площадь 1,63 км<sup>2</sup>, длина 3,5 км, максимальная глубина 4,7 м, объём воды 2,87 млн м<sup>3</sup>, площадь водосбора 930 км<sup>2</sup>.

Снабжает технической водой ТЭЦ-3 и 16 предприятий. Является популярным местом любительского рыболовства. Из-за отклонений от проектного режима эксплуатации и нерегламентированного сброса недостаточно очищенных сточных вод сильно загрязнено. Так, содержание в нём бензопирена превышает ПДК в 40-50 раз, фенолов — примерно в 1000 раз, также значительно превышена ПДК многих тяжёлых металлов, в особенности хрома. Из-за этого вдхр. Чижовское представляет большой интерес для исследований различных аспектов влияния антропогенной трансформации водоёма на обитающие в нём живые организмы.

Вся выборка с вдхр. Чижовское была собрана путём осмотра окуней, продаваемых в качестве живца, в связи с чем описание точек ловли не представляется возможным.

## **2.2 Методика сбора и сохранения материала**

Отлов проводился на вышеперечисленных водных объектах в местах обнаруженного или предполагаемого скопления окуней. Как правило, такие места представляли собой либо заросли подводных или надводных макрофитов, либо сооружения, установленные в воде человеком — пирсы, буйки, понтоны, мостки, мосты, сваи и другие подобные конструкции, а также мелководные проточные участки с каменистым дном.

Отлов окуней производился при помощи поплавочных и донных удочек, спиннинга, жерлиц и сачка. Кроме того, осматривался улов рыболовов-любителей, а также продаваемый в качестве живца окунь в случае, когда известен водный объект, где он был выловлен. Также часть окуней была предоставлена для исследования другими людьми.

В случаях, когда в распоряжении имелось достаточно времени для фотографирования отловленных окуней, для сохранения материала использовалась следующая методика. Свежеубитый окунь фиксировался в лотке на пенопласте иглами. Также иглами расправлялись оба спинных плавника таким образом, чтобы были видны все лучи каждого из них. Кроме того, на лоток прикреплялся порядковый номер окуня (использовалась сквозная нумерация в рамках одного полевого сезона). Окунь фотографировался так, чтобы все элементы поперечнополосатой пигментации были чётко видны, после чего переворачивался и все те же операции производились с другой стороной, при этом каждая сторона фотографировалась не менее двух раз. При невозможности обработки материала в указанных условиях окунь расправлялся и фотографировался на земле, доске или другой подходящей горизонтальной поверхности.

В случаях нехватки времени или отсутствия возможности для фотографирования окраска окуня сразу же записывалась в блокнот, для описания использовалась методика Н. М. Зеленецкого [9].

## **2.3 Методика описания окраски**

Окраска описывалась непосредственно по рыбе или её фотографиям по методике Н. М. Зеленецкого [9]. Данная методика подробно изложена в подразделе 1.4.1.

## **2.4 Методика анализа данных**

Для анализа полученных данных использовалась программа LibreOffice Calc. С её помощью рассчитывались стандартные показатели

внутрипопуляционного разнообразия — среднее число морф  $\mu$  и долю редких морф  $h$ , а также их статистические ошибки  $S\mu$  и  $Sh$  соответственно [5, 14].

Вышеупомянутые показатели рассчитывались как для отдельных зон пигментации, так и для всего тела окуня, а также для фенокомплексов, представляющих собой сочетания всех фенов на каждой из сторон тела окуня в отдельности. Также рассчитывался среднезональный индекс пигментации для всей выборки. Кроме того, для оценки уровня асимметрии, свойственного изучаемой популяции, определялись доли особей, имеющих асимметрию в проявлении фенов в каждой из зон пигментации (далее – ЗП), и доля особей, имеющих различные фенокомплексы на разных сторонах тела.

Все показатели рассчитывались в отдельности для выборок из каждого водного объекта, за исключением оз. Нарочь. Для этого водоёма были отдельно рассчитаны вышеназванные показатели для выборок окуней, пойманных в прибрежной и на глубоководной частях озера. Это было сделано из-за того, что вследствие больших размеров озера и различий условий обитания в различных его частях имелись основания подозревать значительные различия между ними.

Для попарного сравнения выборок использовались показатель сходства, рассчитываемый по формуле (2)

$$r = \sqrt{p_1 + q_1} + \sqrt{p_2 + q_2} + \dots + \sqrt{p_m + q_m}, \quad (2)$$

где  $p_1, p_2, \dots, p_m$  – частоты вариаций в первой выборке,  $q_1, q_2, \dots, q_m$  – частоты этих же вариаций во второй выборке, и критерий идентичности, рассчитываемый по формуле (3)

$$I = \left[ 8 \frac{N_1 N_2}{N_1 \cdot N_2} \right] \cdot \left[ 1 - r \frac{p^0 + q^0}{4} \right], \quad (3)$$

где  $N_1$  – число особей в первой выборке,  $N_2$  – число особей во второй выборке,  $p^0$  – сумма частот вариаций, представленных в первой выборке и не представленных во второй,  $q^0$  – сумма частот вариаций, представленных во второй выборке и не представленных в первой [34].

Также для выделения групп наиболее схожих между собой популяций использовался метод кластерного анализа, в ходе которого все выборки сравнивались между собой по 207 показателям, из которых 131 являлись частотами встречаемости различных фенокомплексов, 57 — частотами встречаемости различных фенов в каждой из зон и 19 — суммарными частотами встречаемости фенов. Анализ выполнялся с помощью программы

Statistica 7.0. В качестве меры дистанции между выборками использовалось манхэттенское расстояние, объединение проводилось по методу полной связи.

## 2.5 Объём собранного материала

В ходе исследования были отловлены 463 экз. окуня с 9 водных объектов, принадлежащих к 5 речным системам, 3 речным и 2 морским бассейнам. Объёмы всех выборок достаточны для получения статистически достоверных результатов.

Таблица 2.8.1 — Объёмы выборок с различных водных объектов

Морской бассейн	Речной бассейн	Водный объект	Собрано материала, экз.
Балтийское море	Нёман	оз. Нарочь	110, из них: 64 возле берега 46 на глубине
		р. Скема	54
		оз. Свирь	30
		р. Западная Березина	29
	Западная Двина	оз. Рудаково	39
Чёрное море	Днепр	р. Свислочь	32
		вдхр. Дрозды	35
		вдхр. Чижевское	31
		вдхр. Дички	103
Итого:			463

## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 3.1 Результаты анализа выборок

В общей сложности в ходе исследования было отмечено 19 фенов поперечнополосатой пигментации, формирующих 131 различных фенокompлекс. В первой ЗП отмечены 6 фенов, во второй — 12, в третьей — 15, в четвёртой — 15, в пятой — 7 и в шестой — 2 фена.

#### 3.1.1 Озеро Нарочь

##### Прибрежная часть озера.

В выборке из прибрежной части оз. Нарочь было отмечено 10 фенов, формирующих 43 различных фенокompлекса. В первой ЗП встречались 3 фена, во второй — 7, в третьей — 9, в четвёртой — 6, в пятой — 2 и в шестой — 1 фен. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.1.1. Частоты встречаемости фенокompлексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.1.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из прибрежной части оз. Нарочь

Фен	ЗП1	ЗП2	ЗП3	ЗП4	ЗП5	ЗП6	Все ЗП
I	96,9	66,4	11,7	71,9	89,8	100,0	72,8
v	2,3	23,4	50,8	14,1	10,2	-	16,8
v <sup>1</sup>	-	0,8	3,1	-	-	-	0,7
II	-	3,9	26,6	10,2	-	-	6,8
II <sup>1</sup>	-	-	-	0,8	-	-	0,1
yl	0,8	3,1	2,3	1,6	-	-	1,3
ly	-	1,6	1,6	1,6	-	-	0,8
lv	-	-	1,6	-	-	-	0,3
vl	-	-	0,8	-	-	-	0,1
yv	-	0,8	1,6	-	-	-	0,4
Итого:	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Данная выборка характеризуется высоким внутривидовым разнообразием криптической окраски (далее — внутривидовым разнообразием), что, вероятно, связано с большим количеством различных местообитаний в прибрежной части озера, вследствие чего существует большое количество фенокompлексов, предоставляющих селективное преимущество их носителю. Также положительное влияние на фенетическое разнообразие имеет



низкий уровень антропогенной трансформации озера. Значения показателей среднего числа морф и доли редких морф для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и феноккомплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.1.2.

Таблица 3.1.1.2 — Значения показателей внутривидового разнообразия для выборки из прибрежной части оз. Нарочь

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
Первая ЗП	1,50	0,13	0,50	0,04
Вторая ЗП	3,90	0,31	0,44	0,04
Третья ЗП	5,59	0,39	0,38	0,04
Четвёртая ЗП	3,53	0,26	0,41	0,04
Пятая ЗП	1,60	0,07	0,20	0,04
Шестая ЗП	1,00	0,00	0,00	0,00
Все ЗП	3,97	0,18	0,06	0,02
Феноккомплекс	31,12	1,77	0,29	0,04

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,18. Доля асимметричных по первой ЗП экземпляров равна 1,6%, по второй — 29,7%, по третьей — 56,3%, по четвёртой — 26,6%, по пятой — 7,8%, по шестой — 0%, доля асимметричных феноккомплексов составила 76,6%.

#### Глубоководная часть озера.

В выборке из глубоководной части оз. Нарочь было отмечено 9 фенов, формирующих 31 различных феноккомплекс. В первой ЗП отмечен 1 фен, во второй — 7, в третьей — 8, в четвёртой — 5, в пятой — 2 и в шестой — 1 фен. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.1.3. Частоты встречаемости феноккомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.1.3 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из глубоководной части оз. Нарочь

Фен	ЗП1	ЗП2	ЗП3	ЗП4	ЗП5	ЗП6	Все ЗП
I	100,0	56,5	10,9	76,1	93,5	100,0	72,8
v	-	28,3	60,9	13,0	6,5	-	18,1
v <sup>1</sup>	-	-	2,2	-	-	-	0,4
II	-	7,6	14,1	5,4	-	-	4,5
yl	-	5,4	7,6	4,3	-	-	2,9
ly	-	1,1	2,2	-	-	-	0,5

*Продолжение таблицы 3.1.1.3*

уv	-	1,1	1,1	-	-	-	0,4
vy	-	-	1,1	-	-	-	0,2
d	-	-	-	1,1	-	-	0,2
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Данная выборка, как и выборка из прибрежной части этого же озера, характеризуется высоким внутривидовым разнообразием, однако имеет меньшие значения показателя среднего числа морф и большие - доли редких морф. Также стоит отметить тот факт, что часть фенов, встречающихся у окуней, выловленных в прибрежной части озера, не отмечены у окуней, выловленных на глубине, и наоборот. Также различаются частоты встречаемости части фенов. Это, вероятно, связано с неодинаковой адаптивной ценностью разных фенов в различных условиях. Значения вышеупомянутых показателей для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и феноккомплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.1.4.

Таблица 3.1.1.4 — Значения показателей внутривидового разнообразия для выборки из глубоководной части оз. Нарочь

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
<b>Первая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Вторая ЗП</b>	4,00	0,38	0,43	0,05
<b>Третья ЗП</b>	5,13	0,42	0,36	0,05
<b>Четвёртая ЗП</b>	3,17	0,26	0,47	0,05
<b>Пятая ЗП</b>	1,49	0,09	0,25	0,05
<b>Шестая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Все ЗП</b>	3,77	0,48	0,58	0,05
<b>Феноккомплекс</b>	23,26	1,40	0,25	0,05

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,16. Доля асимметричных по первой ЗП экземпляров равна 0%, по второй — 41,3%, по третьей — 54,3%, по четвёртой — 23,9%, по пятой — 10,9%, по шестой — 0%, доля асимметричных феноккомплексов составила 76,1%.

### 3.1.2 Озеро Свирь

В выборке из оз. Свирь было отмечено 6 фенов, формирующих 17 различных феноккомплексов. В первой ЗП встречался 1 фен, во второй — 4, в третьей — 5, в четвёртой — 3, в пятой — 2 и в шестой — 1 фен. Частоты

встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.2.1. Частоты встречаемости фенокомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.2.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из оз. Свирь

Фен	ЗП1	ЗП2	ЗП3	ЗП4	ЗП5	ЗП6	Все ЗП
I	100,0	60,0	21,7	73,4	98,3	100,0	75,6
v	-	20,0	46,7	13,3	1,7	-	13,6
II	-	18,3	28,3	13,3	-	-	10,0
II <sup>1</sup>	-	-	1,7	-	-	-	0,3
I <sup>1</sup> v	-	-	1,7	-	-	-	0,3
Iy	-	1,7	-	-	-	-	0,3
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Выборка из оз. Свирь характеризуется средним уровнем внутривидового разнообразия, что может быть связано с антропогенной трансформацией озера вследствие его хозяйственного использования. Значения показателей среднего числа морф и доли редких морф для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и фенокомплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.2.2.

Таблица 3.1.2.2 — Значения показателей внутривидового разнообразия для выборки из оз. Свирь

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
Первая ЗП	1,00	0,00	0,00	0,00
Вторая ЗП	3,17	0,21	0,21	0,05
Третья ЗП	3,76	0,28	0,28	0,06
Четвёртая ЗП	2,52	0,14	0,14	0,05
Пятая ЗП	1,26	0,12	0,12	0,06
Шестая ЗП	1,00	0,00	0,00	0,00
Все ЗП	2,93	0,16	0,16	0,03
Фенокомплекс	14,52	0,78	0,15	0,05

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,18. Доля асимметричных по первой ЗП экземпляров равна 0%, по второй — 26,7%, по третьей — 56,7%, по четвёртой — 23,3%, по пятой — 3,3%, по шестой — 0%, доля асимметричных фенокомплексов составила 83,3%.

### 3.1.3 Озеро Рудаково

В выборке из оз. Рудаково было отмечено 13 фенов, формирующих 47 различных фенокомплексов. В первой ЗП встречались 2 фена, во второй — 4, в третьей — 10, в четвёртой — 9, в пятой — 4 и в шестой — 2 фена. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.3.1. Частоты встречаемости фенокомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.3.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из оз. Рудаково

Фен	ЗП1	ЗП2	ЗП3	ЗП4	ЗП5	ЗП6	Все ЗП
<b>l</b>	93,6	16,7	2,6	34,6	26,9	96,2	45,1
<b>v</b>	6,4	70,5	66,7	41,0	70,5	3,8	43,2
<b>v<sup>1</sup></b>	-	-	1,3	-	-	-	0,2
<b>v<sup>2</sup></b>	-	-	2,6	-	-	-	0,4
<b>ll</b>	-	11,5	15,4	14,1	-	-	6,8
<b>yl</b>	-	1,3	-	1,3	1,3	-	0,6
<b>ly</b>	-	-	-	1,3	1,3	-	0,4
<b>yv</b>	-	-	1,3	1,3	-	-	0,4
<b>vy</b>	-	-	3,8	1,3	-	-	0,9
<b>lv</b>	-	-	1,3	2,6	-	-	0,6
<b>vl</b>	-	-	3,8	-	-	-	0,6
<b>d</b>	-	-	-	2,6	-	-	0,4
<b>w</b>	-	-	1,3	-	-	-	0,2
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Выборка из оз. Рудаково характеризуется высокими уровнем внутривидового разнообразия и долей редких морф, что объясняется высокой степенью изоляции этой популяции. Значения показателей среднего числа морф и доли редких морф для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и фенокомплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.3.2.

Таблица 3.1.3.2 — Значения показателей внутривидового разнообразия для выборки из оз. Рудаково

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
<b>Первая ЗП</b>	1,49	0,10	0,26	0,05

<b>Вторая ЗП</b>	2,89	0,20	0,28	0,05
<b>Третья ЗП</b>	5,64	0,56	0,44	0,06
<b>Четвёртая ЗП</b>	5,65	0,49	0,37	0,05
<b>Пятая ЗП</b>	2,51	0,22	0,37	0,05
<b>Шестая ЗП</b>	1,38	0,10	0,31	0,05
<b>Все ЗП</b>	5,18	0,29	0,60	0,02
<b>Фенокомплекс</b>	42,10	1,79	0,12	0,04

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,33. Доля асимметричных по первой ЗП экземпляров равна 12,8%, по второй — 33,3%, по третьей — 41,0%, по четвёртой — 53,8%, по пятой — 28,2%, по шестой — 2,6%, доля асимметричных фенокомплексов составила 83,3%.

### 3.1.4 Река Скема

В выборке из р. Скема было отмечено 10 фенов, формирующих 24 различных фенокомплекса. В первой ЗП встречались 2 фена, во второй — 5, в третьей — 7, в четвёртой — 4, в пятой — 2 и в шестой — 1 фен. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.4.1. Частоты встречаемости фенокомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.4.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из р. Скема

<b>Фен</b>	<b>ЗП1</b>	<b>ЗП2</b>	<b>ЗП3</b>	<b>ЗП4</b>	<b>ЗП5</b>	<b>ЗП6</b>	<b>Все ЗП</b>
<b>I</b>	99,1	76,9	15,7	86,1	94,4	100,0	45,1
<b>I<sup>1</sup></b>	0,9	-	-	-	-	-	0,2
<b>v</b>	-	13,9	63,9	9,3	5,6	-	15,4
<b>v<sup>1</sup></b>	-	0,9	-	-	-	-	0,2
<b>II</b>	-	5,6	13,9	3,7	-	-	3,9
<b>yl</b>	-	2,8	-	0,9	-	-	0,6
<b>ly</b>	-	-	2,8	-	-	-	0,5
<b>lv</b>	-	-	1,9	-	-	-	0,3
<b>vl</b>	-	-	0,9	-	-	-	0,2
<b>vy</b>	-	-	0,9	-	-	-	0,2
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Выборка из р. Скема характеризуется средним уровнем

внутрипопуляционного разнообразия. Это связано с миграциями в р. Скема окуней из озёр Нарочь и Мястро, приводящими к увеличению внутрипопуляционного разнообразия. Значения показателей среднего числа морф и доли редких морф для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и фенокомплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.4.2.

Таблица 3.1.4.2 — Значения показателей внутрипопуляционного разнообразия для выборки из р. Скема

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
<b>Первая ЗП</b>	1,19	0,09	0,40	0,05
<b>Вторая ЗП</b>	3,06	0,23	0,39	0,05
<b>Третья ЗП</b>	4,26	0,33	2,31	0,05
<b>Четвёртая ЗП</b>	2,31	0,19	0,42	0,05
<b>Пятая ЗП</b>	1,46	0,09	0,27	0,04
<b>Шестая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Все ЗП</b>	3,37	0,45	0,66	0,05
<b>Фенокомплекс</b>	16,56	1,07	0,31	0,04

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,13. Доля асимметричных по первой ЗП экземпляров равна 1,9%, по второй — 33,3%, по третьей — 51,9%, по четвёртой — 22,2%, по пятой — 9,3%, по шестой — 0%, доля асимметричных фенокомплексов составила 77,8%.

### 3.1.5 Река Свислочь

В выборке из р. Свислочь было отмечено 4 фена, формирующих 10 различных фенокомплексов. В ЗП с первой по пятую встречались по 2 фена и в шестой — 1 фен. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.5.1. Частоты встречаемости фенокомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.5.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из р. Свислочь

<b>Фен</b>	<b>ЗП1</b>	<b>ЗП2</b>	<b>ЗП3</b>	<b>ЗП4</b>	<b>ЗП5</b>	<b>ЗП6</b>	<b>Все ЗП</b>
<b>l</b>	99,1	46,9	-	81,3	76,6	100,0	67,2
<b>v</b>	-	53,1	98,4	18,8	23,4	-	32,3
<b>v<sup>2</sup></b>	-	-	1,6	-	-	-	0,3

*Продолжение таблицы 3.1.5.1*

ly	1,6	-	-	-	-	-	0,3
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Выборка из р. Свислочь характеризуется низким уровнем внутривидового разнообразия. Вероятнее всего, это связано с сильной антропогенной трансформацией и загрязнением данной реки, вследствие чего выживают только стойкие к загрязняющим веществам особи. Так как только эти особи впоследствии принимают участие в размножении, генофонд, а, следовательно, и фенофонд, популяции значительно обедняются. Также значение имеет усиленный поток генов среди речных популяций, так как окуни, кроме активных миграций, также пассивно переносятся течением из верхних участков реки в лежащие ниже по течению, где впоследствии размножаются. Из-за этого увеличивается частота проявления признаков, кодируемых доминантными аллелями. Значения показателей среднего числа морф и доли редких морф для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и фенок комплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.5.2.

Таблица 3.1.5.2 — Значения показателей внутривидового разнообразия для выборки из р. Свислочь

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
<b>Первая ЗП</b>	1,12	0,12	0,44	0,06
<b>Вторая ЗП</b>	1,41	0,11	0,29	0,06
<b>Третья ЗП</b>	1,12	0,12	0,44	0,06
<b>Четвёртая ЗП</b>	1,33	0,12	0,33	0,06
<b>Пятая ЗП</b>	1,36	0,12	0,32	0,06
<b>Шестая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Все ЗП</b>	1,49	0,10	0,32	0,02
<b>Фенок комплекс</b>	7,78	0,52	0,22	0,05

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,16. Доля асимметричных по первой ЗП экземпляров равна 3,4%, по второй — 10,3%, по третьей — 6,9%, по четвёртой — 3,4%, по пятой — 3,4%, по шестой — 0%, доля асимметричных фенок комплексов составила 20,7%.

### 3.1.6 Река Западная Березина

В выборке из р. Западная Березина было отмечено 2 фена,

формирующих 7 различных фенокомплексов. В первой ЗП встречался 1 фен, в ЗП со второй по четвертую — по 2, в пятой и шестой — по 1 фену. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.6.1. Частоты встречаемости фенокомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.6.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из р. Западная Березина

Фен	ЗП1	ЗП2	ЗП3	ЗП4	ЗП5	ЗП6	Все ЗП
l	100,0	65,5	6,9	87,9	100,0	100,0	73,7
v	-	34,5	93,1	12,1	-	-	26,3
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Выборка из р. Западная Березина характеризуется низким уровнем внутривидового разнообразия. Вероятно, это связано с усиленным потоком генов в реках, что уже было описано выше, а также однородностью условий обитания на протяжении большей части русла р. Западная Березина, из-за чего в большинстве местообитаний одни и те же фенотипы имеют равную адаптивную ценность. Значения показателей среднего числа морф и доли редких морф для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и фенокомплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.6.2.

Таблица 3.1.6.2 — Значения показателей внутривидового разнообразия для выборки из р. Западная Березина

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
<b>Первая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Вторая ЗП</b>	1,95	0,04	0,02	0,02
<b>Третья ЗП</b>	1,51	0,11	0,10	0,00
<b>Четвёртая ЗП</b>	1,65	0,10	0,17	0,05
<b>Пятая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Шестая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Все ЗП</b>	1,88	0,03	0,06	0,02
<b>Фенокомплекс</b>	4,54	0,44	0,35	0,06

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,12. Доля асимметричных по первой, четвертой, пятой и шестой ЗП экземпляров равна 0%, по второй — 44,8%, по третьей — 13,8%, доля



асимметричных фенокомплексов составила 51,7%.

### 3.1.7 Водохранилище Дички

В выборке из вдхр. Дички было отмечено 15 фенов, формирующих 43 различных фенокомплекса. В первой ЗП встречались 6 фенов, во второй — 7, в третьей — 8, в четвёртой — 10, в пятой — 6 и в шестой — 1 фен. Следует отметить, что вдхр. Дички является единственным из исследованных водных объектов, где были зарегистрированы трёхкомпонентные фены ППП — *lyl* и *lvl*. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.7.1. Частоты встречаемости фенокомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.7.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из вдхр. Дички

Фен	ЗП1	ЗП2	ЗП3	ЗП4	ЗП5	ЗП6	Все ЗП
<b>I</b>	89,3	24,3	0,5	49,0	67,0	100,0	55,0
<b>I<sup>1</sup></b>	0,5	-	-	0,5	-	-	0,2
<b>v</b>	8,3	72,3	92,2	45,6	29,6	-	41,3
<b>v<sup>1</sup></b>	-	-	1,9	0,5	-	-	0,4
<b>v<sup>2</sup></b>	-	-	-	0,5	-	-	0,1
<b>II</b>	0,5	0,5	1,0	1,5	1,0	-	0,7
<b>I<sup>1</sup>I<sup>1</sup></b>	-	-	-	0,5	-	-	0,1
<b>yl</b>	0,5	-	1,0	0,5	-	-	0,3
<b>ly</b>	1,0	-	-	0,5	1,5	-	0,5
<b>vy</b>	-	1,0	-	-	-	-	0,2
<b>lv</b>	-	0,5	1,5	-	-	-	0,3
<b>lyl</b>	-	-	0,5	-	-	-	0,1
<b>lvl</b>	-	-	-	-	0,5	-	0,1
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Выборка из вдхр. Дички характеризуется высокими уровнем внутривидового разнообразия и долей редких морф, что объясняется крайне высокой степенью изоляции этой популяции, приводящей к накоплению редких морф путём перевода аллелей, кодирующих эти варианты окраски, в гомозиготное состояние. Значения показателей среднего числа морф и доли редких морф для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и фенокомплексов, а также статистических ошибок данных показателей

приведены в таблице 3.1.7.2.

Таблица 3.1.7.2 — Значения показателей внутрипопуляционного разнообразия для выборки из вдхр. Дички

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
<b>Первая ЗП</b>	2,37	0,04	0,60	0,00
<b>Вторая ЗП</b>	3,06	0,06	0,56	0,00
<b>Третья ЗП</b>	2,81	0,07	0,65	0,00
<b>Четвёртая ЗП</b>	4,05	0,12	0,59	0,00
<b>Пятая ЗП</b>	2,96	0,04	0,51	0,00
<b>Шестая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Все ЗП</b>	4,08	0,22	0,73	0,00
<b>Фенокомплекс</b>	25,00	1,48	0,42	0,04

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,24. Доля асимметричных по первой ЗП экземпляров равна 13,6%, по второй — 33,0%, по третьей — 12,6%, по четвёртой — 39,8%, по пятой — 25,2%, по шестой — 0%, доля асимметричных фенокомплексов составила 73,8%.

### 3.1.8 Водохранилище Дрозды

В выборке из вдхр. Дрозды было отмечено 5 фенов, формирующих 9 различных фенокомплексов. В первой ЗП встречался 1 фен, во второй — 4, в третьей, четвёртой и пятой — по 2 и в шестой — 1 фен. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.8.1. Частоты встречаемости фенокомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.8.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из вдхр. Дрозды

<b>Фен</b>	<b>ЗП1</b>	<b>ЗП2</b>	<b>ЗП3</b>	<b>ЗП4</b>	<b>ЗП5</b>	<b>ЗП6</b>	<b>Все ЗП</b>
<b>l</b>	100,0	30,9	-	85,3	73,5	100,0	65,5
<b>v</b>	-	64,7	97,1	14,7	26,5	-	33,3
<b>v<sup>2</sup></b>	-	1,5	-	-	-	-	0,2
<b>ly</b>	-	2,9	-	-	-	-	0,5
<b>uv</b>	-	-	2,9	-	-	-	0,5
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Выборка из вдхр. Дрозды характеризуется низким уровнем внутривидового разнообразия. Вероятнее всего, это связано с сильной антропогенной трансформацией, механизм влияния которой описывался выше, и с высокой проточностью данного водохранилища, вследствие чего на эту популяцию окуня влияют те же факторы, что и на речные популяции. Значения показателей среднего числа морф и доли редких морф для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и феноккомплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.8.2.

Таблица 3.1.8.2 — Значения показателей внутривидового разнообразия для выборки из вдхр. Дрозды

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
<b>Первая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Вторая ЗП</b>	2,73	0,22	0,32	0,06
<b>Третья ЗП</b>	1,34	0,11	0,33	0,06
<b>Четвёртая ЗП</b>	1,71	0,08	0,15	0,04
<b>Пятая ЗП</b>	1,88	0,06	0,06	0,03
<b>Шестая ЗП</b>	1,00	0,00	0,00	0,00
<b>Все ЗП</b>	2,48	0,12	0,50	0,02
<b>Феноккомплекс</b>	6,47	0,48	0,28	0,05

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,17. Доля асимметричных по первой, пятой и шестой ЗП экземпляров равна 0%, по второй — 54,3%, по третьей — 14,3%, по четвёртой — 5,7%, доля асимметричных феноккомплексов составила 62,9%.

### 3.1.9 Водохранилище Чижовское

В выборке из вдхр. Чижовское было отмечено 4 фена, формирующих 9 различных феноккомплексов. В первой ЗП встречался 1 фен, во второй — 2, в третьей — 4, в четвёртой и пятой — 2 и в шестой — 1 фен. Частоты встречаемости различных фенов в каждой из ЗП и частота их встречаемости во всех ЗП, вместе взятых, приведены в таблице 3.1.9.1. Частоты встречаемости феноккомплексов приведены в приложении А.

Таблица 3.1.9.1 — Частоты встречаемости (%) фенов ППП в выборке из вдхр. Чижевское

Фен	ЗП1	ЗП2	ЗП3	ЗП4	ЗП5	ЗП6	Все ЗП
l	100,0	43,5	1,6	87,1	58,1	100,0	61,7
v	-	56,5	95,2	12,9	41,9	-	37,5
ly	-	-	1,6	-	-	-	0,4
yv	-	-	1,6	-	-	-	0,4
<b>Итого:</b>	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Выборка из вдхр. Чижевское характеризуется низким уровнем внутривидового разнообразия, что объясняется крайне высокой степенью антропогенной трансформации и загрязнения водного объекта, механизм действия которых описан выше, а также высокой проточностью вдхр. Чижевское, вследствие чего на эту популяцию окуня действуют те же механизмы, что и на популяции, обитающие в реках. То, что значения показателей среднего числа морф и доли редких морф почти не отличаются от таковых для вдхр. Дрозды, уровень антропогенной трансформации которого ниже, объясняется потоком генов из р. Свислочь. Значения вышеупомянутых показателей для каждой из ЗП в отдельности, всех ЗП вместе взятых и феноккомплексов, а также статистических ошибок данных показателей приведены в таблице 3.1.9.2.

Таблица 3.1.9.2 — Значения показателей внутривидового разнообразия для выборки из вдхр. Чижевское

	$\mu$	$S_{\mu}$	$h$	$S_h$
Первая ЗП	1,00	0,00	0,00	0,00
Вторая ЗП	1,99	0,02	0,00	0,00
Третья ЗП	1,84	0,25	0,54	0,06
Четвёртая ЗП	1,67	0,09	0,16	0,05
Пятая ЗП	1,99	0,02	0,01	0,01
Шестая ЗП	1,00	0,00	0,00	0,00
Все ЗП	2,33	0,13	0,42	0,03
Феноккомплекс	6,84	0,49	0,24	0,05

Среднезональный индекс пигментации для данной выборки составил 1,17. Доля асимметричных по первой ЗП экземпляров равна 0%, по второй и третьей — 9,7%, по четвёртой — 12,9%, по пятой — 9,7%, по шестой — 0%,

доля асимметричных феноккомплексов составила 35,5%.

### 3.2 Результаты сравнения выборок

Попарное сравнение всех выборок с использованием показателя сходства и критерия идентичности показало степень сходства выборок из разных водных объектов. Анализируя полученные данные, следует отметить, что по результатам сравнения выделяются несколько групп выборок, имеющих высокую степень сходства (табл. 3.2.1).

Таблица 3.2.1 — Результаты попарного сравнения выборок. Выше диагонали — значения показателя сходства, ниже диагонали — значения критерия идентичности

	оз. Нарочь (глуб.)	оз. Нарочь (бер.)	оз. Свирь	оз. Рудаково	р. Свислочь	р. Скема	р. Западная Березина	вдхр. Дички	вдхр. Дрозды	вдхр. Чижевское
оз. Нарочь (глуб.)	-	0,734	0,674	0,283	0,655	0,678	0,658	0,565	0,582	0,653
оз. Нарочь (прибр.)	172,6	-	0,714	0,441	0,585	0,759	0,585	0,499	0,538	0,558
оз. Свирь	129,5	149,3	-	0,210	0,533	0,780	0,615	0,463	0,495	0,479
оз. Рудаково	154,7	148,6	126,0	-	0,390	0,245	0,188	0,488	0,357	0,443
р. Свислочь	98,0	117,6	110,1	130,4	-	0,638	0,786	0,807	0,841	0,868
р. Скема	179,8	177,0	143,9	171,1	145,7	-	0,687	0,515	0,559	0,622
р. Западная Березина	128,8	99,0	108,9	126,6	113,7	136,9	-	0,624	0,737	0,692
вдхр. Дички	228,4	286,3	165,6	204,5	185,9	206,5	167,0	-	0,687	0,726
вдхр. Дрозды	137,7	164,0	114,6	132,9	125,6	151,2	116,7	167,9	-	0,855
вдхр. Чижевское	137,2	153,6	107,6	127,0	121,2	142,1	108,4	179,4	124,2	-

Так, высокой степенью сходства характеризуются все водные объекты, принадлежащие системе р. Березина, т.е. р. Свислочь, вдхр. Дрозды, вдхр. Чижевское и вдхр. Дички, — от 0,687 для водохранилищ Дички и Дрозды до 0,868 для р. Свислочь и вдхр. Чижевское, что в случае р. Свислочь, вдхр. Дрозды и вдхр. Чижевское объясняется, вероятно, связью этих водных объектов между собой, вследствие чего усиливается поток генов между данными водными объектами. Высокая степень сходства с ними вдхр. Дички, на наш взгляд, объясняется тем, что, несмотря на его сильную изоляцию, заселение этого водохранилища шло через р. Поплав из р. Свислочь и других расположенных поблизости объектов Вилейско-Минской водной системы.

Другая группа водных объектов, выборки из которых характеризуются

высокой степенью сходства — реки и озёра бассейна р. Нёман (оз. Нарочь, оз. Свирь, р. Скема и р. Западная Березина). В пределах этой группы показатель сходства варьирует от 0,585 для р. Западная Березина и прибрежной части оз. Нарочь до 0,780 для р. Скема и оз. Свирь. В целом, выборка из р. Западная Березина характеризуется меньшим сходством с другими исследованными водными объектами бассейна р. Нёман (до 0,687 с р. Скема), а другие выборки имеют показатель сходства не ниже 0,674 (оз. Свирь и глубоководная часть оз. Нарочь).

Крайне низким сходством со всеми остальными водными объектами характеризуется оз. Рудаково (от 0,188 с р. Западная Березина до 0,488 с вдхр. Дички). Следует отметить тот факт, что наибольшее сходство эта выборка имеет именно с вдхр. Дички, с которым, несмотря на принадлежность к разным речным бассейнам, имеет много сходных черт — например, сильную степень изоляции, малые размеры и сильную степень зарастания. В целом же низкая степень сходства выборок из оз. Рудаково и других водных объектов объясняется, вероятно, изолированностью данной популяции и принадлежностью оз. Рудаково к другому речному бассейну.

Также достаточно высока степень сходства между водными объектами бассейнов рек Нёман и Днепр (от 0,463 между оз. Свирь и вдхр. Дички до 0,653 между глубоководной частью оз. Нарочь и вдхр. Чижовское). Такое сходство, вероятнее всего, обусловлено сходными условиями обитания в исследованных водных объектах, так как протяжённость Вилейско-Минской водной системы и рек между вдхр. Вилейское и точками сбора материала в бассейне р. Нёман слишком велика для существования потока генов между данными водными объектами.

Высокое сходство всех исследованных популяций речного типа, к которым относятся популяции рек Свислочь и Западная Березина, а также высокопроточных водохранилищ Дрозды и Чижовское, вероятно, также объясняется схожим условиями обитания. Показатель сходства между выборками из перечисленных водных объектов принимал значения от 0,692 между вдхр. Чижовское и р. Западная Березина до 0,868 между р. Свислочь и вдхр. Чижовское. Наибольшее же сходство между популяциями речного типа из водных объектов, принадлежащих разным речным системам, отмечено между реками Свислочь и Западная Березина (0,786).

Следует отметить, что выборка из р. Скема имеет большее сходство с популяциями озёрного типа, чем с другими речными популяциями. Это обусловлено малой протяжённостью р. Скема, вследствие чего миграция через неё окуней из оз. Нарочь в оз. Мястро и в обратном направлении происходит без затруднений.

Критерий идентичности показал достоверность полученных показателей

сходства.

В целом же можно отметить, что на сходство и различия популяций имеет не столько принадлежность водного объекта к системе и/или бассейну какой-либо реки, сколько условия обитания в данном водном объекте, а также степень его изоляции. При этом сходство популяций в пределах одной речной системы или бассейна, как правило, выше, чем между популяциями из разных бассейнов или систем. Принадлежность же к речной системе или бассейну в большей степени проявляется в присутствии или отсутствии, а также частоте встречаемости различных фенов.

### 3.3 Результаты кластерного анализа

Сравнение исследованных выборок методом кластерного анализа подтверждает преимущественное влияние условий обитания и степени изоляции на фенотип окуня. В полученной дендрограмме (рис. 3.3.1) выделяются три основных кластера: кластер популяций озёрного типа (р. Скема, оз. Свирь и обе выборки из оз. Нарочь), кластер популяций речного типа (р. Западная Березина, р. Свислочь, вдхр. Дрозды и вдхр. Чижовское) и кластер популяций изолированных водных объектов (оз. Рудаково и вдхр. Дички).



Рисунок 3.3.1 — Дендрограмма сходства исследованных популяций

Приведённая дендрограмма подтверждает наши выводы, изложенные в разделе 3.2. В пределах кластера озёрных популяций наибольшим сходством характеризуются выборки из прибрежной и глубоководной частей оз. Нарочь,

что, по всей видимости, связано с тем, что окуни из обеих частей популяции нерестятся в одних и тех же местах на мелководье, вследствие чего существует поток генов между данными группами, а в дальнейшем различия между ними накапливаются за счёт преимущественного выживания особей, фенотипы которых имеют наибольшую адаптивную ценность в том биотопе, в котором обитает данная особь. Наиболее близка к вышеназванным выборка из р. Скема, что объясняется связью данных водных объектов и, следовательно, существованием потока генов между ними.

Также в этом же кластере находится популяция оз. Свирь, относящаяся к тому же речному бассейну, что и перечисленные выше водные объекты, но имеющая, однако, меньшее сходство с ними. Это объясняется отличием условий обитания в оз. Свирь от таковых в оз. Нарочь и р. Скема.

В кластере популяций речного типа можно выделить два кластера меньших размеров. В одном из них находятся популяции рек Свислочь и Западная Березина, в другом — водохранилищ Дрозды и Чижовское. Этот факт также подтверждает тезис о том, что на формирование фенотипа окуня условия обитания влияют сильнее, чем принадлежность водного объекта к определённой системе или бассейну.

Кластер популяций изолированных водных объектов наиболее отличен от остальных, что подтверждает преимущественное влияние степени изоляции водного объекта на фенотип окуня. Также следует отметить, что водные объекты, объединяемые в один кластер, имеют значительные отличия. Это связано, по-видимому, с заселением данных водных объектов из разных источников, а также с тем, что в каждом случае изоляция приводит к накоплению неодинаковых редких фенотипов.

По материалам дипломной работы подготовлено 2 публикации:

1. Полетаев, А.С. Поперечнополосатая пигментация речного окуня Малого плёса озера Нарочь и реки Скема / А.С. Полетаев // Сборник работ 71-й науч.-практ. конф. студентов и аспирантов Белор. гос. ун-та; Минск, 18-21 мая 2014 г.: в 3 ч. / Минск, 2014. – Ч. 1. – С. 258–261.
2. Полетаев, А.С. Фенетические особенности криптической окраски речного окуня озера Рудаково / А.С. Полетаев // Зоологические чтения – 2015: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посв. памяти проф. Бенедикта Дыбовского; Гродно, 22-24 апреля 2015 г. / Гродн. гос. ун-т; редкол: О.В. Янчуревич [и др.] – Гродно, 2015. – С. 200-202.

Автор выражает благодарность Ризевскому Виктору Казимировичу, Кругловой Оксане Юрьевне, Дегтярик Светлане Михайловне, Костюсову Владимиру Геннадьевичу, Волосевичу Александру Дмитриевичу.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В популяциях речного окуня из исследованных водных объектов отмечено 19 фенов поперечнополосатой пигментации, формирующих 131 различный фенокомплекс. В первой зоне пигментации отмечены 6 фенов, во второй — 12, в третьей — 15, в четвёртой — 15, в пятой — 7 и в шестой — 2 фена.

2. Высоким уровнем внутривидового разнообразия криптической окраски характеризуются выборки из оз. Рудаково, вдхр. Дички и обеих частей оз. Нарочь, средним — из оз. Свирь и р. Скема, низким — из р. Свислочь, р. Западная Березина, вдхр. Дрозды и вдхр. Чижовское.

3. Исследованные популяции делятся на три основных кластера: популяции речного типа, популяции озёрного типа и популяции изолированных водных объектов. Популяции изолированных водных объектов сильно отличаются как от остальных популяций, так и друг от друга. Популяции речного и озёрного типов характеризуются большей степенью сходства между собой.

4. Наибольшим фенетическим разнообразием обладают популяции изолированных водных объектов, наименьшим — популяции речного типа. Популяции озёрного типа занимают промежуточное положение между вышеназванными группами.

5. Изоляция водного объекта приводит к увеличению фенетического разнообразия криптической окраски окуня, а высокий уровень антропогенной трансформации приводит к уменьшению её фенетического разнообразия.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Бакланов, М. А. Линейно-весовые параметры молоди окуня в городских водоёмах / М. А. Бакланов, М. Е. Тимошенко // Экология в меняющемся мире: Материалы конф. молодых учёных, 24–28 апреля 2006 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург, 2006. – С. 4-6.
2. Балеевских, В. Г. Эпигенетическая система формирования криптической окраски у обыкновенного окуня: фенетический анализ изолированных популяций на Урале / В. Г. Балеевских, А. Г. Васильев // Фенетика природных популяций: матер. IV Всеюзного совещания, Борок, ноябрь 1990 г. – М., 1990. – С. 12-14.
3. Водные ресурсы Национального парка «Нарочанский» : Справочник / А.Г. Аронов [и др.]; под общей редакцией В.С. Люштыка и д.б.н. Т.В. Жуковой. – Минск: Рифтур Принт, 2012. – 128 с.
4. Егорова, М. Окунь / М. Егорова // Рыбоводство и рыболовство. – 1960. – № 2. – С.28-30.
5. Животовский, Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам / Л. А. Животовский // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38-44.
6. Жуков, П. И. Справочник по экологии пресноводных рыб / П. И. Жуков. – Минск: Наука и техника, 1988. – 310 с.
7. Захаров, В. Ю. Схема окрасочных фенов для окуня *Perca fluviatilis* L. и пример её применения. / В. Ю. Захаров // Фауна и экология животных УАССР и прилегающих районов. – Ижевск. – 1989. – С. 42-54.
8. Зеленецкий, Н. М. Использование фенов поперечно-полосатой пигментации тела окуня в эколого-популяционных исследованиях / Н. М. Зеленецкий // Фенетика природных популяций: матер. IV Всеюзного совещания, Борок, ноябрь 1990 г. – М. – 1990. – С. 86-87.
9. Зеленецкий, Н. М. Методические основы изучения изменчивости криптической окраски окуня *Perca fluviatilis* L. в ареале / Н. М. Зеленецкий // Биологические науки. – 1992. – Вып. 11-12. – С. 63-74.
10. Зеленецкий, Н. М. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ареале: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.16 / Н. М. Зеленецкий; Рос. АН, Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. – Борок, 1992. – 24 с.
11. Ихтиология: учеб. пособие для с.-х. Вузов. – М.: Высш. школа, 1983. – 255 с, ил.
12. Клявин, А. А. Фенетические исследования обыкновенного окуня в водоёмах Воронежского заповедника / А. А. Клявин // Фенетика природных популяций: матер. III Всеюзного совещания – М. – 1988. – С. 156-157.

13. Клявин, А. А. Выделение дискретных вариаций в зонах пигментации обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* L. / А. А. Клявин // Фенетика природных популяций: матер. IV Всеююзного совещания, Борок, ноябрь 1990 г. – М. – 1990. – С. 116-117.
14. Круглова, О. Ю. Программа и методические указания к лабораторным занятиям по специальному курсу «Экология популяций животных» / О. Ю. Круглова, М. М. Пикулик. – Минск: БГУ, 2008. – 21 с.
15. Кудряшова, В. Г. Исследовательская работа студентов по определению качества среды обитания на примере окуня / В. Г. Кудряшова, Е. П. Косарева // Экологическая культура и образование: инновационный опыт Вологодской области / Департамент образования Вологодской области; под ред. Е. Ю. Ногтевой, Н. М. Радченко. – Вологда: Изд. центр ВИРО, 2006. – С. 167-173.
16. Кузищин, К. Тайные тропы крупного окуня / К. Кузищин // Рыболов-elite. – 2009. – № 6. – С.4-20.
17. Неелов, А. В. Рыбы / А. В. Неелов. // Природа Ленинградской области. – Л., 1987. – 157 с.
18. Никольский, Г. В. Частная ихтиология. Изд. 3-е, испр. и доп. Учебник для вузов по специальности «Ихтиология» / Г. В. Никольский. – М.: Высш. шк., 1971. – 472 с., ил.
19. Онегов, А. Голубые и зелёные окуни / А. Онегов // Российская Охотничья газета. – 2006. – № 16.
20. Перваков, В. На Нуркутулских озёрах. В поисках золотой рыбки / В. Перваков // Рыболов-elite. – 2008. – № 6. – С.124-129.
21. Правдин, И. Ф. Рассказ о жизни рыб. / И. Ф. Правдин. – Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1965. – 184 с.
22. Приходько, Д. Е., Мамилов, Н. Ш. Фенетический анализ окраски обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis*) среднего течения реки Нуры // Известия НАН РК, серия биологическая. – 2009. – №6. – С. 72-75.
23. Сибер, Л. С. Материалы по изучению пигментации рыб и земноводных : Автореферат дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук / Л. С. Сибер; Объедин. Совет по биол. наукам при Томском гос. ун-те им. В. В. Куйбышева. – Томск, 1967. - 19 с.
24. Строганов, Н. С. Экологическая физиология рыб / Н. С. Строганов. – М.: Издательство Московского университета, 1962. – 444 с.
25. Суворов, Е. К. Основы ихтиологии. Учеб. пособие для ун-тов. – М.: Сов. наука, тип. «Печат. двор» в Лгр., 1948. – 580 с.
26. Толмачёва, Ю. П. Особенности криптической окраски окуня обыкновенного *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) в замкнутых популяциях горных озёр (Р. Бурятия, Нуркутульские озёра) / Ю. П. Толмачёва, С. Ю.

Петухов // Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии: сб. тр. Международной Интернет-конф., Казань, 6 дек. 2011 г. – Казань, 2012. – С. 52-57.

27. Тропин, Н. Ю. Изменчивость фенотипической окраски окуня в водоёмах Вологодской области / Н. Ю. Тропин // Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии: материалы докладов XVIII Всероссийской молодежной научной конференции, Сыктывкар, 4-8 апр. 2011 г. / Институт биологии Коми НЦ УрО РАН; редкол.: С. В. Дёгтева (отв. ред.) [и др.] – Сыктывкар, 2011. – С. 133-135.

28. Чинарина, А. Д. Сигнальное значение и регуляция приспособительной окраски у рыб / А. Д. Чинарина; под ред. И. Б. Токина. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. - 118 с.

29. Шайкин, А. В. Анализ стабильности развития и изменчивости рисунка обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в различных частях ареала // Биология речного окуня : сб. науч. тр. / А. В. Шайкин // РАН, Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова; науч. ред. М. И. Шатуновский. – М, 1993. - 129 с.

30. Шайкин, А. В. Выделение внутривидовых группировок у рыб с помощью анализа окраски тела / А. В. Шайкин // Журн. общ. биол. – 1989. – Т. L, №4. – С. 491-503.

31. Шайкин, А. В. Закономерности в проявлении дискретных признаков окраски у окуня (*Perca fluviatilis* L.) / А. В. Шайкин // Фенетика природных популяций: матер. IV Всеююзного совещания, Борок, ноябрь 1990 г. – М. – 1990. – С. 314-316.

32. Шамилов, Н. М. Рыбное население водоёмов, расположенных в зоне Семипалатинского ядерного полигона / Н. М. Шамилов, И. В. Митрофанов, С. А. Матмуратов // 20 лет Чернобыльской катастрофы: экологические и социальные уроки. / Научный совет РАН по радиобиологии – М., 2006. – С. 118-121.

33. Щербина, А. К. Болезни рыб и меры борьбы с ними / А. К. Щербина. – Киев: Издательство УАСХН, 1960. – 338 с.

34. Яблоков, А. В., Ларина, Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций: учеб. пособие для студ. Вузов. – М., Высш. шк., 1985. – 159 с, ил.

35. Яковлев, В. Н. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня / В. Н. Яковлев, А. В. Кожара, Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов, Н. М. Зеленецкий // Фенетика природных популяций. – М., Наука. – 1988. – С. 53-64.

36. Дички водохранилище Минский р-н Минская обл. // antifish.com [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <http://antfish.com/ponds/8289>. - Дата доступа: 14.03.2014.

37. Свислючь (приток Березины) // Википедия [Электронный ресурс].- 2015. - Режим доступа: [https://ru.wikipedia.org/wiki/Свислучь\\_\(приток\\_Березины\)](https://ru.wikipedia.org/wiki/Свислючь_(приток_Березины)). - Дата доступа: 10.03.2015.

38. Березина (приток Немана) // Википедия [Электронный ресурс].- 2014. - Режим доступа: [https://ru.wikipedia.org/wiki/Березина\\_\(приток\\_Немана\)](https://ru.wikipedia.org/wiki/Березина_(приток_Немана)). - Дата доступа: 10.03.2015.

39. Дрозды // Рыбалка в Беларуси — снасти, способы ловли, законодательство о рыбалке [Электронный ресурс]. - 2007. - Режим доступа: <http://poseidon.by/content/drozdy>. - Дата доступа: 10.03.2015.

40. Чижовское // Рыбалка в Беларуси — снасти, способы ловли, законодательство о рыбалке [Электронный ресурс]. - 2007. - Режим доступа: <http://poseidon.by/content/chizhovskoe>. - Дата доступа: 10.03.2015.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### ПРИЛОЖЕНИЕ А

Частоты встречаемости различных фенокомплексов поперечнополосатой пигментации в исследованных выборках речного окуня

Таблица А.1 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из прибрежной части оз. Нарочь

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
l	l	l	l	l	l	3,1
l	l	l	l	v	l	0,8
l	l	l	ll	l	l	3,9
l	l	l	ly	l	l	0,8
l	l	l	yl	l	l	0,8
l	l	ll	l	l	l	15,6
l	l	ll	ll	l	l	0,8
l	l	ll	ll <sup>1</sup>	l	l	0,8
l	l	ll	ly	l	l	0,8
l	l	ll	v	l	l	2,3
l	l	ll	yl	l	l	0,8
l	l	lv	l	l	l	0,8
l	l	ly	l	l	l	1,6
l	l	v	l	l	l	21,9
l	l	v	l	v	l	2,3
l	l	v	ll	l	l	2,3
l	l	v	v	l	l	0,8
l	l	v <sup>1</sup>	l	l	l	1,6
l	l	v <sup>1</sup>	ll	l	l	0,8
l	l	vl	l	l	l	0,8
l	l	yl	l	l	l	2,3
l	l	yv	l	l	l	0,8

Продолжение таблицы А.1

l	ll	l	l	l	l	0,8
l	ll	ll	l	l	l	1,6
l	ll	v	v	l	l	0,8
l	ll	v	v	v	l	0,8
l	ly	v	l	l	l	1,6
l	v	l	l	l	l	0,8
l	v	ll	l	l	l	0,8
l	v	v	l	l	l	8,6
l	v	v	l	v	l	1,6
l	v	v	ll	l	l	2,3
l	v	v	v	l	l	3,9
l	v	v	v	v	l	1,6
l	v	v <sup>1</sup>	v	l	l	0,8
l	v <sup>1</sup>	v	l	l	l	0,8
l	yl	ll	l	l	l	0,8
l	yl	v	l	l	l	1,6
l	yl	yv	l	l	l	0,8
l	yv	ll	l	l	l	0,8
v	v	ll	v	v	l	1,6
v	v	lv	v	v	l	0,8
yl	v	vl	v	v	l	0,8
Итого:						100,0

Таблица А.2 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из глубоководной части оз. Нарочь

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
l	l	l	l	l	l	7,6
l	l	ll	l	l	l	9,8
l	l	ll	ly	l	l	1,1
l	l	ly	l	l	l	1,1

Продолжение таблицы А.2

l	l	v	l	l	l	25,0
l	l	v	l	v	l	3,3
l	l	v	ll	l	l	1,1
l	l	v	v	l	l	2,2
l	l	v <sup>l</sup>	l	l	l	2,2
l	l	yl	l	l	l	1,1
l	l	yl	l	v	l	1,1
l	l	yv	l	l	l	1,1
l	ll	l	l	l	l	2,2
l	ll	v	l	l	l	3,3
l	ll	v	v	l	l	2,2
l	ly	v	l	l	l	1,1
l	v	l	l	l	l	1,1
l	v	ll	ll	l	l	2,2
l	v	ly	l	l	l	1,1
l	v	v	d	l	l	1,1
l	v	v	l	l	l	12,0
l	v	v	l	v	l	1,1
l	v	v	ll	l	l	1,1
l	v	v	v	l	l	5,4
l	v	v	v	v	l	1,1
l	v	vy	v	l	l	1,1
l	v	yv	l	l	l	1,1
l	yl	l	l	l	l	1,1
l	yl	yl	ll	l	l	1,1
l	yl	yl	yl	l	l	3,3
l	yv	v	v	l	l	1,1
Итого:						100,0



Таблица А.3 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из оз. Свирь

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
1	1	1	1	1	1	6,7
1	1	1	1	v	1	1,7
1	1	1	II	1	1	6,7
1	1	II	1	1	1	11,7
1	1	II	II	1	1	5,0
1	1	II <sub>1</sub>	1	1	1	1,7
1	1	v	1	1	1	23,3
1	1	v	v	1	1	3,3
1	II	1	1	1	1	5,0
1	II	1	II	1	1	1,7
1	II	II	1	1	1	8,3
1	II	v	1	1	1	3,3
1	ly	v	1	1	1	1,7
1	v	I <sub>1</sub> v	1	1	1	1,7
1	v	II	v	1	1	3,3
1	v	v	1	1	1	10,0
1	v	v	v	1	1	5,0
Итого:						100,0

Таблица А.4 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из оз. Рудаково

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
1	1	II	1	1	1	2,6
1	1	II	1	v	1	2,6
1	1	II	v	v	1	2,6
1	1	v	d	v	1	1,3
1	1	v	1	1	1	1,3
1	1	v	1	v	1	1,3
1	1	v	II	v	1	1,3

Продолжение таблицы А.4

l	l	v	v	v	l	2,6
l	l	v <sup>2</sup>	v	v	l	1,3
l	l	vy	ll	l	l	1,3
l	ll	l	ll	l	l	1,3
l	ll	v	d	v	l	1,3
l	ll	v	l	v	l	2,6
l	ll	v	v	l	l	1,3
l	ll	v	v	v	l	2,6
l	ll	v <sup>1</sup>	l	l	l	1,3
l	ll	w	ll	l	l	1,3
l	v	ll	l	v	l	1,3
l	v	ll	ly	v	l	1,3
l	v	ll	v	l	l	2,6
l	v	lv	v	v	l	1,3
l	v	v	l	l	l	1,3
l	v	v	l	v	l	9,0
l	v	v	l	v	v	1,3
l	v	v	l	yl	l	1,3
l	v	v	ll	l	l	3,8
l	v	v	ll	v	l	2,6
l	v	v	lv	l	l	2,6
l	v	v	v	l	l	3,8
l	v	v	v	v	l	15,4
l	v	v	v	v	v	1,3
l	v	v	vy	v	l	1,3
l	v	v	yl	v	l	1,3
l	v	v	yv	v	l	1,3
l	v	v <sup>2</sup>	l	v	l	1,3
l	v	vl	l	v	l	1,3
l	v	vl	v	l	l	1,3
l	v	vy	ll	v	l	1,3
l	v	yv	l	l	l	1,3
l	yl	v	l	v	l	1,3

Продолжение таблицы А.4

v	v	ll	l	ly	l	1,3
v	v	ll	l	v	l	1,3
v	v	v	l	l	l	1,3
v	v	v	v	v	l	2,6
v	v	v	v	v	v	1,3
v	v	yv	v	v	l	1,3
Итого:						100,0

Таблица А.5 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из р. Свислочь

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
l	l	v	l	l	l	25,0
l	l	v	l	v	l	9,4
l	l	v	v	l	l	6,3
l	l	v	v	v	l	3,1
l	l	v <sup>2</sup>	l	l	l	1,6
l	v	v	l	l	l	35,9
l	v	v	l	v	l	7,8
l	v	v	v	l	l	6,3
l	v	v	v	v	l	3,1
ly	l	v	l	l	l	1,6
Итого:						100,0

Таблица А.6 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из р. Скема

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
l	l	l	l	l	l	9,3
l	l	l	ll	l	l	2,8
l	l	l	v	l	l	0,9
l	l	ll	l	l	l	10,2

Продолжение таблицы А.6

l	l	lv	l	l	l	1,9
l	l	ly	l	l	l	2,9
l	l	v	l	l	l	36,1
l	l	v	l	v	l	4,7
l	l	v	ll	l	l	0,9
l	l	v	v	l	l	3,7
l	l	v	yl	l	l	0,9
l	l	vl	l	l	l	0,9
l	l	vy	l	l	l	0,9
l	ll	l	l	l	l	1,9
l	ll	ll	l	l	l	0,9
l	ll	v	l	l	l	2,8
l	v	ll	l	l	l	1,9
l	v	ll	v	l	l	0,9
l	v	v	l	l	l	9,3
l	v	v	v	l	l	0,9
l	v	v	v	v	l	0,9
l	vl	l	l	l	l	0,9
l	yl	v	l	l	l	2,8
l <sub>l</sub>	l	v	l	l	l	0,9
Итого:						100,0

Таблица А.7 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из р. Западная Березина

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
l	l	l	v	l	l	1,7
l	l	v	l	l	l	60,3
l	l	v	v	l	l	3,4
l	v	l	l	l	l	3,4
l	v	l	v	l	l	1,7
l	v	v	l	l	l	24,1

Продолжение таблицы А.7

1	v	v	v	1	1	5,2
Итого:						100,0

Таблица А.8 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из вдхр. Дички

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
1	1	1	1	1	1	0,5
1	1	lv	1	1	1	0,5
1	1	lv	1	ly	1	0,5
1	1	v	1	1	1	10,7
1	1	v	1	v	1	1,9
1	1	v	v	1	1	5,4
1	1	v	v	v	1	1,5
1	1	v1	1	1	1	0,5
1	ll	v	v	v	1	0,5
1	ll <sub>1</sub>	v	1	v	1	0,5
1	lv	v1	v1	v1	1	0,5
1	v	ll	l <sup>1</sup> l <sup>1</sup>	v	1	1,0
1	v	lv	1	ll	1	0,5
1	v	lyl	1	1	1	0,5
1	v	v	1	1	1	20,9
1	v	v	1	v	1	6,3
1	v	v	l <sub>1</sub>	v	1	0,5
1	v	v	ll	v	1	0,5
1	v	v	ly	1	1	0,5
1	v	v	v	1	1	20,4
1	v	v	v	ly	1	1,0
1	v	v	v	v	1	10,2
1	v	v	v <sup>2</sup>	1	1	0,5
1	v	v	yl	v	1	0,5
1	v	v <sup>1</sup>	1	1	1	0,5

Продолжение таблицы А.8

l	v	v <sup>1</sup>	v	l	l	0,5
l	v	vl	l	l	l	0,5
l	v	vl	v	v	l	0,5
l	v	yl	l	l	l	0,5
l	vy	v	l	l	l	1,0
l <sub>1</sub>	v	v	l	l	l	0,5
ll	l	v	v	lvl	l	0,5
ly	l	v	l	l	l	0,5
ly	vy	v	v	v	l	0,5
v	l	v	l	l	l	0,5
v	l	v	v <sup>1</sup>	l	l	0,5
v	v	v	l	l	l	1,5
v	v	v	l	v	l	0,5
v	v	v	v	l	l	0,5
v	v	v	v	v	l	3,9
v	vl	ll	ll	ll	l	0,5
v	vl	v	vl	v	l	0,5
yl	v	v	v	v	l	0,5
Итого:						100,0

Таблица А.9 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из вдхр. Дрозды

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
l	l	v	l	l	l	25,7
l	l	v	v	l	l	4,3
l	l	yl	v	l	l	2,9
l	ly	v	l	l	l	1,4
l	ly	v	l	v	l	1,4
l	v	v	l	l	l	38,6
l	v	v	l	v	l	17,1
l	v	v	v	v	l	7,1

Продолжение таблицы А.9

1	v	v <sup>2</sup>	1	1	1	1,4
Итого:						100,0

Таблица А.10 — Частоты встречаемости фенокомплексов в выборке из вдхр. Чижевское

ЗП№1	ЗП№2	ЗП№3	ЗП№4	ЗП№5	ЗП№6	Частота встречаемости фенокомплекса, %
1	1	1	1	1	1	1,6
1	1	ly	1	v	1	1,6
1	1	v	1	1	1	30,6
1	1	v	1	v	1	8,1
1	1	yv	1	1	1	1,6
1	v	v	1	1	1	22,6
1	v	v	1	v	1	21,0
1	v	v	v	1	1	1,6
1	v	v	v	v	1	11,3
Итого:						100,0